

Modelo discreto estocástico de dinámica mutualista

Francisco Javier García Algarra

Julio de 2012



UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID

TRABAJO FIN DE MÁSTER
Máster en Física de Sistemas Complejos

Modelo discreto estocástico de dinámica mutualista

Francisco Javier García Algarra

Tutores: Javier Galeano Prieto y Juan Manuel Pastor Ruiz
GRUPO DE SISTEMAS COMPLEJOS

Julio de 2012

Indice de contenidos

Resumen	3
Abstract	3
1 Introducción	5
1.1 Motivación y objetivos	5
1.2 Estructura del trabajo	6
1.3 Agradecimientos	6
2 Modelo	7
2.1 Modelos clásicos	7
2.2 Modelo mutualista modificado	11
2.3 Efecto de la superposición de la food web	13
2.4 Modelo estocástico y resolución numérica	14
3 Herramienta SIGMUND	17
3.1 Descripción técnica	17
3.2 Configuración del modelo	19
3.3 Interfaz de usuario	20
3.4 Resultados de cada experimento	21
4 Experimentos y resultados	23
4.1 Estabilidad en una comunidad simple	23
4.2 Estabilidad en comunidades más complejas	27
4.3 Anidamiento y resistencia de las comunidades mutualistas	29
4.4 Extinciones en cascada	33
4.5 Efecto de la superposición de una food web	35
5 Conclusiones	37
Referencias	39
Apéndice. Análisis de estabilidad	40

Resumen

Las redes mutualistas son una clase de ecosistemas de gran interés en las que todas las interacciones entre especies son beneficiosas. Pueden modelarse como redes bipartitas con un núcleo de especies muy conectadas, una propiedad llamada anidamiento. Son muy resistentes y estables. La descripción matemática de las redes mutualistas está cimentada en modelos clásicos de población como los de Verhulst y Lotka-Volterra.

En este trabajo proponemos una modificación de la formulación tradicional del mutualismo de May, incluyendo un factor de limitación del crecimiento que se basa en la conocida idea de la ecuación logística. Hemos construido una herramienta de simulación (*SIGMUND*) que permite experimentar con el modelo de forma simple y sencilla. Los resultados pueden ayudar a avanzar la investigación sobre el mutualismo, un campo activo de la ecología y la ciencia de redes.

Abstract

Mutualistic communities are a kind of ecosystems of high interest, where all interactions between species are beneficial. They can be modeled as bipartite networks with a core of highly connected nodes, a property called nestedness. They are very resilient and stable. The mathematical description of mutualistic networks is underpinned in classical population models such as that of Verhulst or Lotka-Volterra.

In this work we propose a modification of May's traditional mutualistic formulation, including a limiting growth factor that is based in the well known logistic equation idea. We have built a simulator tool (*SIGMUND*) that allows a simple and quick experimentation with the model. The results can help to foster further research on mutualism, an active topic for Ecology and Network Science.

1 Introducción

El uso de modelos cuantitativos en el estudio de la dinámica de poblaciones fue una de las primeras aplicaciones de las matemáticas en el campo de la biología, con antecedentes tan remotos como Fibonacci y Malthus. Todo modelo supone una descripción simplificada del fenómeno que se quiere estudiar y las formulaciones clásicas, como la de crecimiento de Verhulst o la de interacción presa-depredador de Lotka-Volterra resultaban muy atractivas por su sencillez, aunque limitadas a la hora de aplicarlas a escenarios reales. Los modelos se fueron refinando, pero el paradigma se mantuvo hasta finales del siglo XX.

Los ecosistemas son entidades muy complejas, con multitud de interacciones de diversa naturaleza entre especies. En los últimos años, la aplicación de los instrumentos analíticos desarrollados por la ciencia de redes ha revolucionado la manera de abordar la cuestión. El comportamiento de las redes biológicas se explica por su estructura, y no como un agregado de evoluciones.

1.1 Motivación y objetivos

Uno de los campos más activos de investigación actual se centra en las comunidades mutualistas en las que todas las interacciones son de beneficio. Presentan una notable resistencia a las perturbaciones externas y una organización interna particular definida por el fenómeno denominado anidamiento. La motivación de este trabajo es disponer de una herramienta que permita someter al sistema a situaciones de estrés para estudiar su comportamiento y descubrir situaciones límite como las extinciones en cascada que pueden conducir a la destrucción de la comunidad.

En esta memoria se describe el modelo estocástico de mutualismo que sirve de base para construir el simulador. Partiendo de una pequeña modificación de la formulación clásica en ecuaciones diferenciales, se transforma en un sistema discreto y se incorpora el comportamiento aleatorio propio de las poblaciones. Se ha creído conveniente incluir la superposición opcional de una *food web*, para enriquecer la red con fenómenos de depredación.

Con estas características se pueden reproducir algunos de los fenómenos complejos observados en la naturaleza con tiempos de computación reducidos. Esto permite realizar múltiples experimentos de forma sencilla, por lo que la herramienta puede resultar útil tanto para los investigadores en redes ecológicas que llevan a cabo estudios cuantitativos sobre una gran cantidad de datos como para los docentes. De una manera sencilla los ecólogos pueden

introducir los datos de interacciones reales (por ejemplo coeficientes β_{ij}) y ver cómo evolucionan las poblaciones con este modelo.

1.2 Estructura del trabajo

La memoria se estructura como un trabajo de investigación convencional. En el capítulo 2 se describen los modelos habituales de mutualismo y sus limitaciones y se propone uno modificado. Se exponen las posibles aproximaciones a la resolución numérica de las ecuaciones y se justifica la elección para este caso del basado en la simulación binomial.

El capítulo 3 está dedicado a la construcción de la herramienta *SIGMUND*. En el 4 se detallan las situaciones experimentales que se han planteado para estudiar la dinámica mutualista y los resultados obtenidos. El análisis de estos permite alcanzar conclusiones en el capítulo 5 y, tomándolas como punto de partida, plantear los siguientes pasos de investigación.

Se incluye un apéndice con el análisis teórico de la estabilidad de la comunidad mutualista más sencilla posible, la compuesta por una especie de cada clase.

1.3 Agradecimientos

A mis dos tutores del trabajo fin de máster, Javier y Juanma por su continua implicación en el desarrollo y discusión de los resultados, a José Javier Ramasco del IFISC-CSIC, por su inestimable ayuda con el modelo estocástico y a José María Iriondo, de la Universidad Rey Juan Carlos, por enriquecer el esfuerzo con la dimensión biológica del mutualismo.



2 Modelo

Un modelo representa una descripción sintética de un fenómeno. Los más antiguos en dinámica de poblaciones trataban cada especie como una magnitud continua sometida a variaciones expresadas por una ecuación diferencial. A pesar de su éxito en la explicación de algunos comportamientos, presentan limitaciones.

En este capítulo se describen los que se han usado en la formulación tradicional del mutualismo, la modificación que se propone y el método de resolución numérica.

2.1 Modelos clásicos

En 1798 Thomas Robert Malthus conjeturó en su *An Essay on the Principle of Population* que la población humana crecía en proporción geométrica mientras que los recursos para alimentarla solo lo hacían de forma aritmética [19]. Llamando N al número de individuos y r a la tasa de crecimiento (diferencia entre natalidad y mortalidad) expresada en forma porcentual, la conjetura de Malthus se convierte en la ecuación:

$$\frac{dN}{dt} = r N \quad (2.1)$$

Integrando da lugar a la fórmula del crecimiento exponencial:

$$N = N_o e^{rt} \quad (2.2)$$

N_o es la población inicial. Malthus ya indicó que un crecimiento exponencial ilimitado no es realista e introdujo un elemento de control externo, la escasez de alimentos.

En 1844 Pierre François Verhulst mejoró el modelo malthusiano [27] suponiendo que la tasa r no permanecía constante, sino que tendía a cero al acercarse al máximo que puede sostenerse con los recursos naturales disponibles (constante K). La función más simple para lograrlo es la recta que une los puntos $(r, 0)$ con $(0, K)$, así que reformuló (2.1):

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (2.3)$$

Esta es la ecuación logística, que es integrable de forma analítica y produce una curva de crecimiento sigmoidea.

$$N(t) = K \frac{1}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1 \right) e^{-rt}} \quad (2.4)$$

Ha gozado de gran popularidad en la literatura científica de finales del siglo XX por presentar comportamiento caótico.

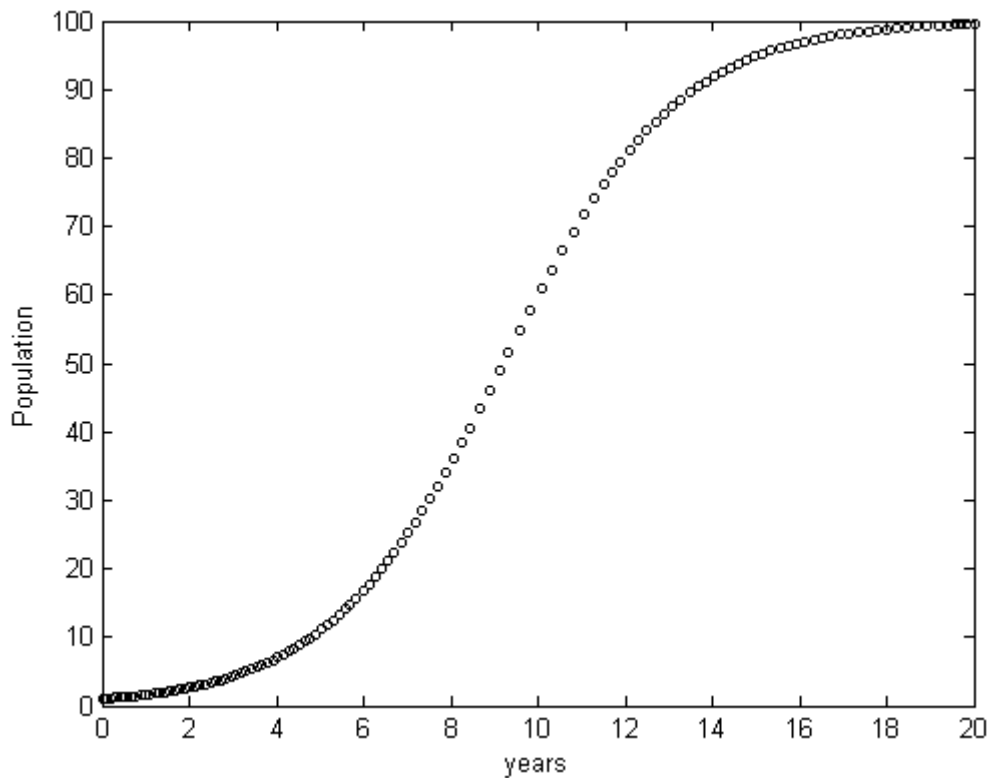


Figura 1: Curva de crecimiento logístico para $r=0.5$, $K=100$ y $N_0=1$, integrada con MATLAB

Al manejar numéricamente la ecuación logística aparece un problema. Cuando se alcanza la población máxima, dN/dt es siempre cero, por lo que si r se vuelve negativa (por ejemplo, por una epidemia), no tiene efecto, porque $dN/dt=0$ con independencia del valor de r .

La ecuación logística describe la dinámica de una sola especie. En los años 20 del siglo pasado, Alfred J. Lotka y Vito Volterra construyeron un modelo que incluía la interacción de dos, presa y depredador.

$$\begin{aligned} \frac{dN_{presa}}{dt} &= \alpha N_{presa} - \beta N_{presa} N_{depr} \\ \frac{dN_{depr}}{dt} &= \delta N_{presa} N_{depr} - \gamma N_{depr} \end{aligned} \quad (2.5)$$



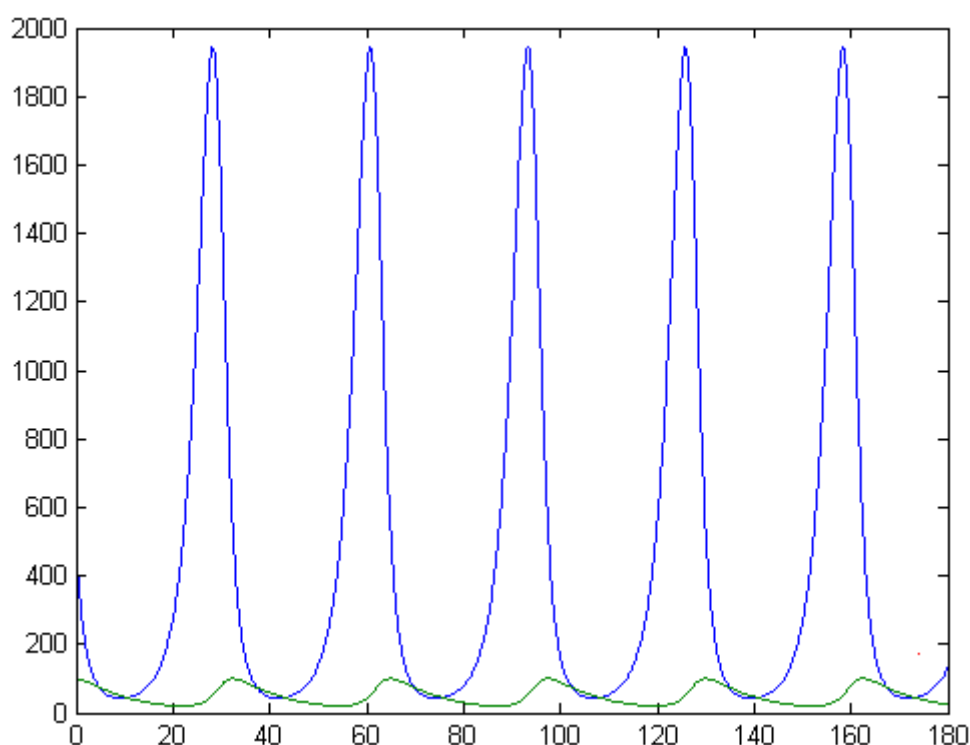


Figura 2: Evolución de una población ficticia de presas (azul) y depredadores (verde), integrada con MATLAB

α es la tasa de crecimiento natural de la población de presas y β el efecto negativo de la depredación. En la ecuación de los depredadores, δ es el coeficiente de crecimiento inducido por la presencia de las presas (que no tiene por qué coincidir con β), y γ la disminución de la población por la competencia entre los individuos por una misma cantidad de recursos.

Las ecuaciones de Lotka-Volterra (LV) producen soluciones oscilatorias, que limitan de forma automática ambas poblaciones. Aunque sirven para explicar la dinámica de especies muy especialistas, su importancia radica en que han servido de base para otro tipo de interacciones como el comensalismo o el mutualismo.

En (2.5) se observa que cada ecuación consta de un término proporcional a la población de la especie y de un segundo que es el producto de ésta por el de la otra especie y un coeficiente. El signo del coeficiente, indica si la interacción resulta beneficiosa, neutra o perjudicial para la población. Si una especie crece a costa de la otra, es un caso depredación o parasitismo como el modelo LV. La extensión al conjunto de especies de un ecosistema dio nacimiento al concepto de *food web*, utilizado por primera vez por Charles S. Elton en su *Animal Ecology* de 1927 [10]. Si la relación es beneficiosa para una y neutra para otra, se denomina comensalismo. Por último, si ambas especies se benefician, hay mutualismo.

En particular, en este trabajo estamos interesados en estudiar las redes mutualistas, compuestas por dos clases de especies. Las más conocidas son la de las plantas angiospermas con sus polinizadores y las de los frugívoros que actúan como vectores de dispersión de las

especies de las que se alimentan. El fenómeno no se encuentra de forma aislada. En un ecosistema existen diferentes relaciones cruzadas que dan lugar a redes mutualistas. De esta forma aparecen interacciones muy complejas entre especies que pueden producir coextinciones. Las relaciones no se establecen al azar sino que la evolución parece haber favorecido una característica denominada anidamiento [4]. Los especialistas de un subgrupo o clase, especies que interaccionan con pocas especies, suelen tener interacción con una especie generalista del otro subgrupo, pero nunca con un especialista. Esta arquitectura dota de resistencia a la red ante situaciones adversas [5].

La aproximación matemática más simple para describir el mutualismo es añadir un término de beneficio en la ecuación logística. Así se obtiene el modelo de Robert M. May [21] de 1976 para dos especies:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} + \beta_{12} \frac{N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} + \beta_{21} \frac{N_1}{K_2} \right)\end{aligned}\tag{2.6}$$

El coeficiente β_{12} es el incremento diferencial de población de N_1 en presencia de N_2 . Esta descripción simple del mutualismo adolece de algunos problemas. El principal es que el aumento debido al término mutualista no está acotado. En su propuesta de modelo alternativo [8], Anthony M. Dean decía que eso había obligado a incluir suposiciones, términos no lineales sin significado biológico y factores externos como depredadores para evitar el absurdo del crecimiento ilimitado. Dean modificaba la capacidad máxima de una de las poblaciones en función de la otra.

Desde entonces se han publicados numerosas modificaciones al modelo básico de May, que incorporan factores estabilizadores. Entre los más recientes cabe citar el de Bastolla *et al.* [6] que incluye la competencia entre especies del mismo tipo, el Holland y De Angelis [14], [15] con términos cuadráticos, y el trabajo de Allesina y Tang sobre estabilidad en redes ecológicas [1].

Todas las formulaciones del mutualismo de las que hemos hablado hasta ahora se han realizado en el dominio del tiempo continuo, con ecuaciones diferenciales y por regla general con dos especies. Aunque extenderlas a un conjunto más numeroso es simple desde un punto de vista conceptual, la resolución de los sistemas que se plantean solo puede llevarse a cabo numéricamente con poblaciones discretas, lo que tiene más sentido biológico. Los métodos de resolución abren un campo de investigación muy amplio, en el que las simulaciones estocásticas destacan por su versatilidad.



A continuación se describe una modificación simple del modelo de May y una aproximación a su solución basada en la distribución binomial, que ha servido de base para la construcción del simulador.

2.2 Modelo mutualista modificado

En esta sección se plantea la modificación del modelo mutualista clásico que proponemos y que se ha empleado en el simulador. Por sencillez, se va a describir una red compuesta de dos tipos de especies, plantas y polinizadores, pero el aparato matemático es aplicable a cualquier comunidad mutualista con dos clases diferenciadas de conjuntos de individuos. La formulación clásica de la dinámica de una red mutualista para una red de n plantas y m polinizadores es la siguiente:

$$\begin{aligned}
 \frac{dN_{pl1}}{dt} &= r_{pl1} N_{pl1} \left(1 - \frac{N_{pl1}}{K_{pl1}} + \sum_j \beta_{pol1j} \frac{N_{polj}}{K_{pl1}} \right) \\
 \frac{dN_{pl2}}{dt} &= r_{pl2} N_{pl2} \left(1 - \frac{N_{pl2}}{K_{pl2}} + \sum_j \beta_{pol2j} \frac{N_{polj}}{K_{pl2}} \right) \\
 &\dots \\
 \frac{dN_{pln}}{dt} &= r_{pln} N_{pln} \left(1 - \frac{N_{pln}}{K_{pln}} + \sum_j \beta_{polnj} \frac{N_{polj}}{K_{pln}} \right)
 \end{aligned} \tag{2.7}$$

Donde N_{pli} es la población de la especie i de plantas; r_{pli} , la tasa de crecimiento y K_{pli} , la capacidad de carga o población máxima de dicha especie. Los coeficientes β_{polij} son adimensionales y representan el efecto beneficioso de la presencia de la población j de polinizadores sobre la especie i de plantas. El sumatorio es el beneficio diferencial de la red mutualista para esa especie de plantas. En general, r_{pli} es <0 puesto que la especie desaparece en ausencia de mutualismo. Los β_{polij} valen cero si no hay interacción o tienen que ser negativos en caso contrario para que el producto por r sea positivo y haya incremento neto. Hay un conjunto equivalente de m ecuaciones para los polinizadores.

$$\frac{dN_{pols}}{dt} = r_{pols} N_{pols} \left(1 - \frac{N_{pols}}{K_{pols}} + \sum_j \beta_{pls j} \frac{N_{plj}}{K_{pols}} \right) \quad s = 1..m \tag{2.8}$$

Para que la población no crezca sin límite partimos de la suposición de que la capacidad de carga es independiente del mutualismo. Este influye en la tasa de crecimiento, pero no en la capacidad del ecosistema para mantener la población máxima teórica de individuos.

En lugar de escribir el beneficio mutualista como un incremento sobre la tasa natural, lo tratamos desde el punto de vista aritmético como una segunda tasa de crecimiento independiente de la primera. Se modifican las ecuaciones, limitando la contribución mutualista con el mismo factor lineal $(1-N/K)$ que Verhulst aplicó al crecimiento vegetativo.

$$\frac{dN_{pli}}{dt} = N_{pli} \left(1 - \frac{N_{pli}}{K_{pli}} \right) \left(r_{pli} + \sum_j b_{plij} N_{polj} \right) \quad (2.9)$$

La expresión del segundo paréntesis la hemos llamado tasa de crecimiento equivalente. El significado de los b_{ij} es el de una tasa de crecimiento de la población de plantas i por cada individuo de la de polinizadores j . Sus dimensiones son las de r , esto es T^{-1} .

$$b_{plij} = r_{pli} \frac{\beta_{ij}}{K_{pli}} \quad (2.10)$$

Si ahora englobamos todo el crecimiento, ya sea de origen vegetativo o mutualista, en una única tasa:

$$r_{eqpli} = r_{pli} + \sum_j b_{plij} N_{polj} \quad (2.11)$$

La ecuación (2.9) se puede escribir como:

$$\frac{dN_{pli}}{dt} = N_{pli} r_{eqpli} \left(1 - \frac{N_{pli}}{K_{pli}} \right) \quad (2.12)$$

En ausencia de mutualismo, la ecuación (2.9) queda reducida a la logística. El término $(1 - N_{pli}/K_{pli})$ limita el crecimiento de la especie a la capacidad de carga. Para evitar el fenómeno descrito en la página 8, que se produce al llegar a ese valor en el caso de que la tasa equivalente sea negativa, la limitación solo debe tenerse en cuenta cuando $r_{eqpli} > 0$. Esto se refleja introduciendo la función escalón de Heaviside $u(r_{eqpli})$ en (2.12):

$$\frac{dN_{pli}}{dt} = N_{pli} r_{eqpli} \left(1 - u(r_{eqpli}) \frac{N_{pli}}{K_{pli}} \right)$$

$$u(r_{eqpli}) = \begin{cases} 1 & r_{eqpli} > 0 \\ 0 & r_{eqpli} < 0 \end{cases} \quad (2.13)$$



En un sistema como el descrito aparecen dos comportamientos estables de fácil identificación. El primero se produce cuando las poblaciones alcanzan las capacidades de carga. Las poblaciones no pueden crecer por el límite que impone el término $1-1/K_i$ y si se produce una disminución temporal, tenderán a recuperar los valores máximos siempre que $r_{eq} > 0$. Si partimos de la suposición de que la tasa de crecimiento natural de las especies es negativa en ausencia de mutualismo, el segundo punto fijo se encuentra resolviendo el sistema de ecuaciones que hace que todos los r_{eq} valgan 0 de forma simultánea:

$$\begin{aligned} r_{pli} &= -\sum_j b_{plij} N_{polj} & j=1..n \\ r_{polj} &= -\sum_s b_{poljs} N_{pls} & s=1..m \end{aligned} \quad (2.14)$$

Es un punto de equilibrio inestable. Por debajo de él las poblaciones decrecen hasta la extinción. Por encima, crecen exponencialmente para llegar a las capacidades de carga. Por tanto, no cabe esperar encontrar comunidades mutualistas en este estado, pero es importante porque señala un límite inferior de supervivencia del sistema. Si los valores máximos se encuentran próximos a este estado, resultará más probable que se produzca una extinción en cascada.

2.3 Efecto de la superposición de la *food web*

En el caso de que se superponga una red de depredadores, aparecen nuevos términos que disminuyen las poblaciones de las especies mutualistas, como en las ecuaciones de Lotka-Volterra y las ecuaciones que describen la dinámica de los depredadores.

Por sencillez, en este caso se superpone una *food web* muy simple, con un único nivel de depredadores que pueden alimentarse de las especies mutualistas (bien plantas, bien polinizadores. Véase la figura 7). No se han añadido superpredadores.

La expresión (2.13) se reescribe incluyendo un término que representa la caída de población causada por los depredadores.

$$\frac{dN_{pli}}{dt} = N_{pli} r_{eqpli} \left(1 - u(r_{eqpli}) \frac{N_{pli}}{K_{pli}} \right) - N_{pli} \sum_k c_{plik} N_{prk} \quad (2.15)$$

Los coeficientes c_{plik} representan el efecto negativo de la presencia de los depredadores de la especie k sobre las plantas de la i y actúan en sentido opuesto a los b_{plik} de la ecuación (2.10). Este sumatorio del segundo término se comporta como un coeficiente de decrecimiento.

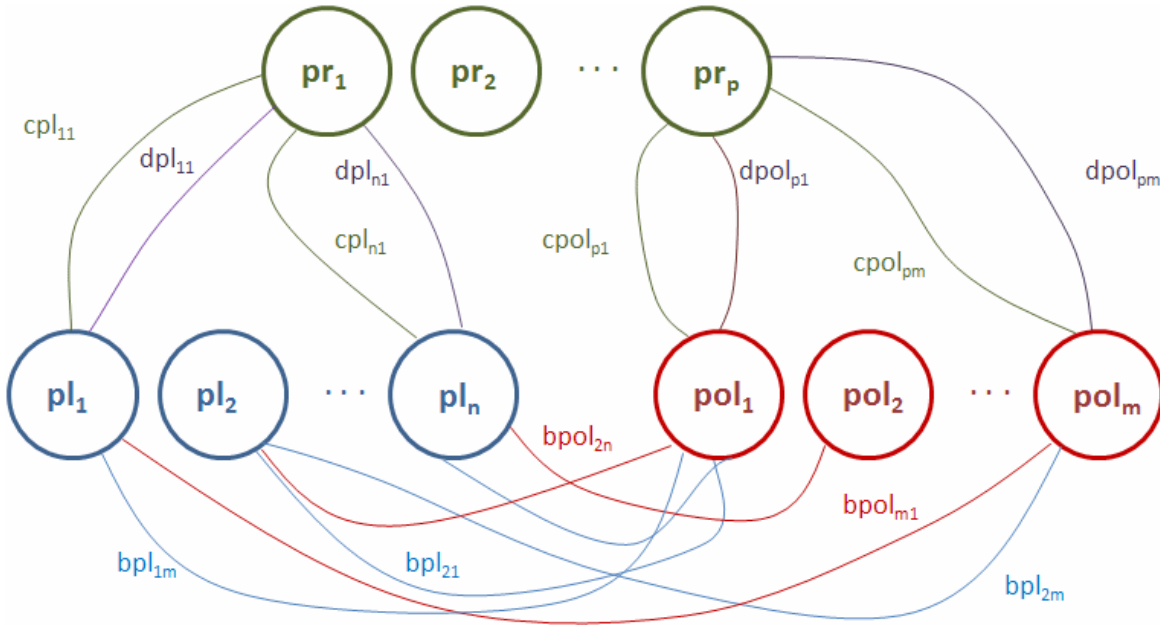


Figura 3: Red mutualista con una *food web* simple superpuesta. Solo se han representado algunos de los enlaces entre las distintas especies.

En las ecuaciones de Lotka-Volterra las poblaciones límite de depredadores y presas están determinadas únicamente por los parámetros de la formulación. Sin embargo, hay factores exógenos, como en el caso de las especies mutualistas, que establecen un límite inferior. Por ello se tratan las especies de depredadores como otras más de la red compuesta ahora por tres clases, incluyendo un término de limitación del crecimiento similar al incluido para plantas y polinizadores.

$$\frac{dN_{prp}}{dt} = N_{prp} \left(1 - u(r_{eqprp}) \frac{N_{prp}}{K_{prp}} \right) \left(\sum_k d_{polk} N_{polk} + \sum_s d_{pls} N_{pls} \right) - N_{prp} r_p \quad (2.16)$$

En esta expresión los coeficiente d representan el crecimiento de la población de depredadores p por cada individuo presente de cada especie de las que se alimenta.

2.4 Modelo estocástico y resolución numérica

Las poblaciones son conjuntos discretos y, hasta el momento, todas las ecuaciones se han planteado como variaciones de magnitudes continuas deterministas. Sin embargo, en la dinámica de estas poblaciones hay un comportamiento aleatorio que no se puede descartar, resulta más riguroso emplear un modelo estocástico [7].

Existen distintas posibilidades para abordar este problema. Dos de las más utilizadas por su eficacia computacional son la simulación de Poisson [13] y la binomial [2], que es la que se emplea en este trabajo. Para cualquiera de los dos casos, las ecuaciones diferenciales deterministas se convierten en un modelo estocástico que opera en tiempo continuo. A la

hora de resolver numéricamente, es necesario que los intervalos de simulación sean muy pequeños.

Llamemos r a la tasa media de crecimiento de la población N . Podemos asumir que es un proceso binomial en el que los sucesos que afectan a los individuos son independientes. En tal caso, la función de distribución de probabilidad de reproducción es una exponencial de valor medio $1/r$. En el intervalo DT la probabilidad de ocurrencia de un suceso de nacimiento es:

$$P = \int_0^{DT} e^{-rt} dt = 1 - e^{-rDT} \quad (2.17)$$

La simulación binomial resulta útil y simple para modelar un conjunto discreto sometido a procesos en los que el resultado es binario, como la reproducción y la muerte [24] (una revisión crítica sobre su validez para la reproducción en [16]). Cada individuo se somete a una prueba de Bernoulli con probabilidad p de reproducción (o muerte, en su caso) en el intervalo de simulación. La ecuación diferencial $dx/dt=r$ se aproxima entonces por la ecuación en diferencias estocástica $x_{n+1}=x_n+binomial(x_n, P)$. El intervalo de paso debe ser muy pequeño frente al tiempo total de la simulación.

Particularizando, para una población de N individuos en el instante k , en $k+1$, su valor será:

$$N(k+1) = N(k) + sgn(r) binomial(N(k), P) \quad (2.18)$$

Supongamos que se conoce la tasa de crecimiento anual r y que se desea realizar la simulación día a día. La tasa diaria r^d será:

$$r^d = (1+r)^{1/365} - 1 \quad (2.19)$$

Aplicando la misma transformación a todos los parámetros anualizados, la ecuación (2.13) se convierte en:

$$N_{pli}(k+1) = N_{pli}(k) + sgn(r_{eqpli}^d) binomial\left(N_{pli}(k) - u(r_{eqpli}^d) \frac{N_{pli}(k)^2}{K_{pli}}, r_{eqpli}^d\right) \quad (2.20)$$

La figura 4 muestra como se ajustan la integración numérica de un sistema de dos especies mutualistas y la simulación estocástica binomial con los idénticos parámetros.

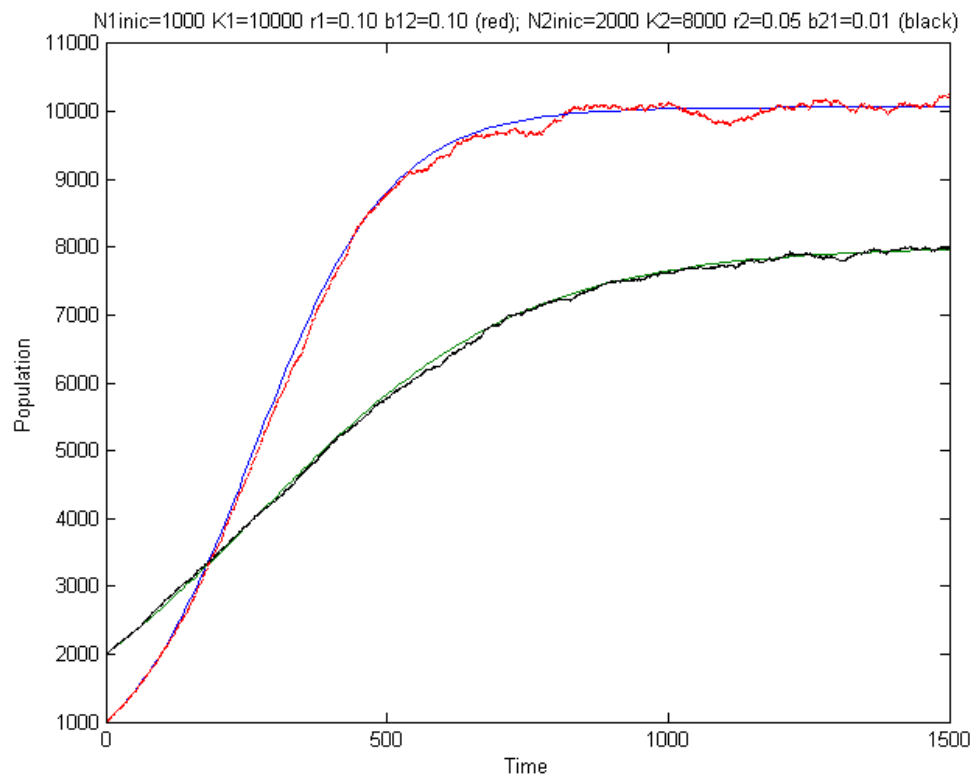


Figura 4: Evolución del sistema integrada y resuelta mediante simulación binomial con MATLAB

3 Herramienta *SIGMUND*

Con el modelo descrito en el capítulo anterior se ha construido la herramienta *SIGMUND*. Será el primer paso para disponer de una plataforma flexible de experimentación con modelos de población.

La facilidad de uso es un factor que se ha empezado a tener en cuenta en el diseño del software científico mucho más tarde que en el de propósito general, quizá porque se consideraba que lo importante era la precisión de los resultados y no tanto la comodidad del usuario. Creemos que la sencillez mejora la productividad, por lo que se ha procurado que el manejo sea muy simple.

3.1 Descripción técnica

Al abordar el diseño de un software de este tipo es importante encontrar una combinación equilibrada entre potencia de cálculo, facilidad de programación y mantenimiento y universalidad de la solución.

Frente a aplicaciones de cálculo (*MATLAB*, *Octave* o *SciLab*) están los lenguajes de programación tradicionales en el mundo científico (*FORTRAN*, *C*) y otros de mayor popularidad en las aplicaciones matemáticas relacionadas con la biología (*Perl*, *Python*, *R*). Hay que tener en cuenta también si se trata de software sujeto a licencia comercial u *Open Source* y la facilidad para usarlo con los sistemas operativos más comunes.

Los primeros experimentos de validación del modelo se realizaron con *MATLAB*, por su potencia, facilidades para el desarrollo e integración de múltiples librerías. Sin embargo, la simulación binomial resulta lenta con este lenguaje, que además es de pago.

FORTRAN se descartó porque no se preveía a priori reaprovechar el gran catálogo de librerías de cálculo numérico que hay disponible, y como contrapartida presenta numerosas limitaciones por su obsolescencia. Quedaban como opciones un lenguaje interpretado como *Python* y otro más potente a priori como *C*. Las pruebas de rendimiento del primero resultaron muy satisfactorias por lo que se decidió llevar a cabo la codificación de la herramienta en *Python*.

En esta elección ha pesado también la intención de liberar el software desarrollado para su mejora o modificación por parte de la comunidad investigadora, ya que todos los módulos empleados lo permiten por su esquema de licenciamiento.

Se ha utilizado la versión 3.2 del lenguaje [23], el paquete de cálculo *NumPy* [18], la librería gráfica *MATPLOTLIB* [20] y la de interfaz gráfica *PyQt* [26]. Como entorno de desarrollo se ha usado *Eclipse* [9].

La aplicación se estructura en tres bloques diferenciados. El núcleo es el algoritmo de simulación que se construye como una única función *Python*. Esta función puede ser llamada en modo comando, o invocarse desde el segundo módulo, la interfaz gráfica. Esta se implementa como un bucle de recogida y validación de parámetros de entrada y llamada al algoritmo. Por último, una serie de funciones auxiliares generan la salida textual y gráfica.

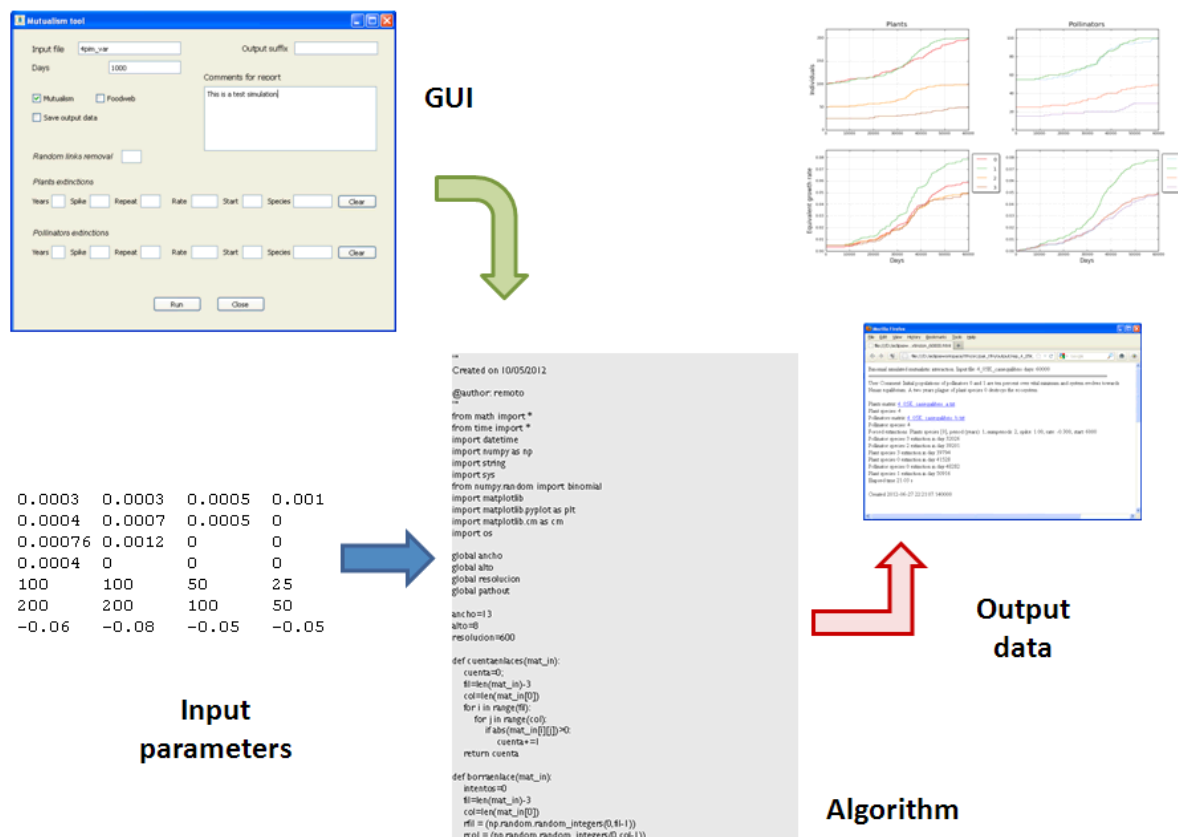


Figura 5: Descripción esquemática del software

Los parámetros del modelo se alimentan mediante dos ficheros cuya estructura se define en el siguiente apartado. Las perturbaciones se configuran desde la interfaz de usuario y los resultados que se obtienen son las gráficas de evolución de las poblaciones y sus coeficientes de crecimiento, un informe completo que detalla los eventos más importantes de la simulación incluyendo las posibles extinciones y, a voluntad del usuario, ficheros con todos los datos para poder tratarlos después con otras herramientas. La herramienta puede ejecutarse en cualquier sistema operativo que disponga de intérprete compatible con Python 3.2 y en que hayan instalado las librerías mencionadas.



3.2 Configuración del modelo

Las ecuaciones del modelo (2.13) se configuran con cuatro ficheros de texto, con los sufijos *_a*, *_b* y eventualmente *_c* y *_d* en el nombre para plantas, polinizadores y depredadores (los dos últimos).

El fichero de plantas tiene m columnas (una por cada especie de este conjunto) y $n+3$ filas (una por especie de polinizadores y 3 de parámetros adicionales). El de polinizadores contiene n columnas y $m+3$ filas. Hay dos ficheros para los depredadores, el de sufijo *_c* contienen k columnas (una por depredador) y $m+n+3$ filas, mientras que el *_d*, es de tamaño $k \times m$. Un ejemplo lo aclarará.

Sea un sistema con cuatro especies de plantas y cuatro de polinizadores. En la figura 6 se puede ver el contenido del fichero *_a* con la configuración de la red de plantas y su significado matemático. Existe uno similar para los polinizadores. Por conveniencia en el manejo de *Python*, las especies se numeran de 0 a $n-1$. El fichero es de texto plano con tabuladores entre columnas.

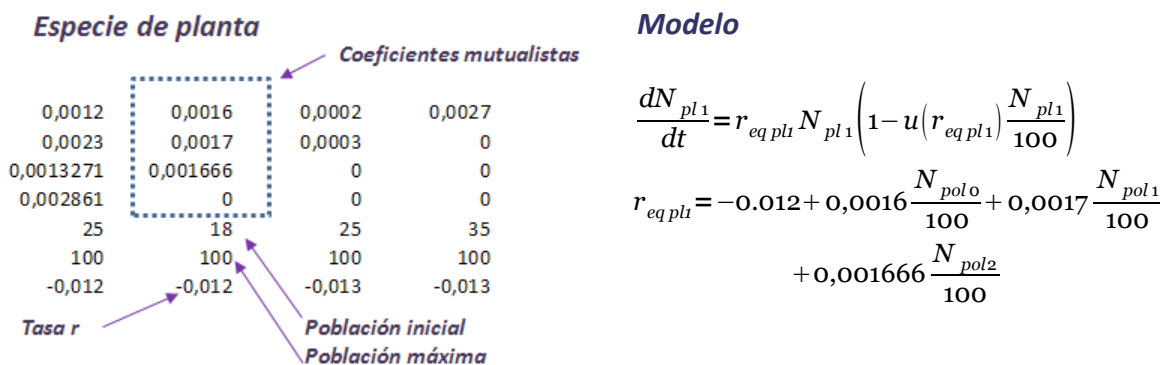


Figura 6: Codificación de las ecuaciones de las plantas

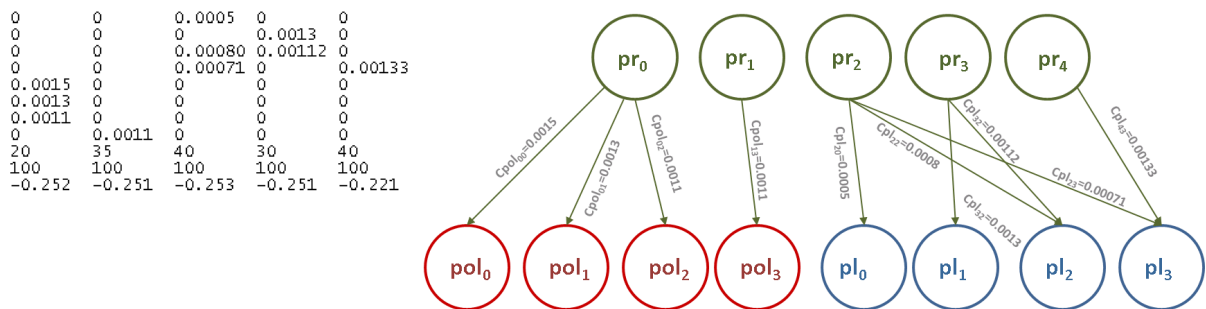


Figura 7: Fichero *_c* del modelo, efecto de los depredadores en las poblaciones mutualistas (fichero *_c*)

En el caso de que se quiera superponer una *food web* hay que añadir los ficheros con los coeficientes que representan el efecto negativo de los depredadores en las especies mutualistas (fichero *_c*) y el positivo que produce su consumo en la población de depredadores (fichero *_d*).

3.3 Interfaz de usuario

La interacción con la herramienta se realiza desde una ventana única que se abre al invocar el programa. La intención es ponerla a disposición de la comunidad investigadora y liberar el código, por lo que la interfaz aparece en inglés.

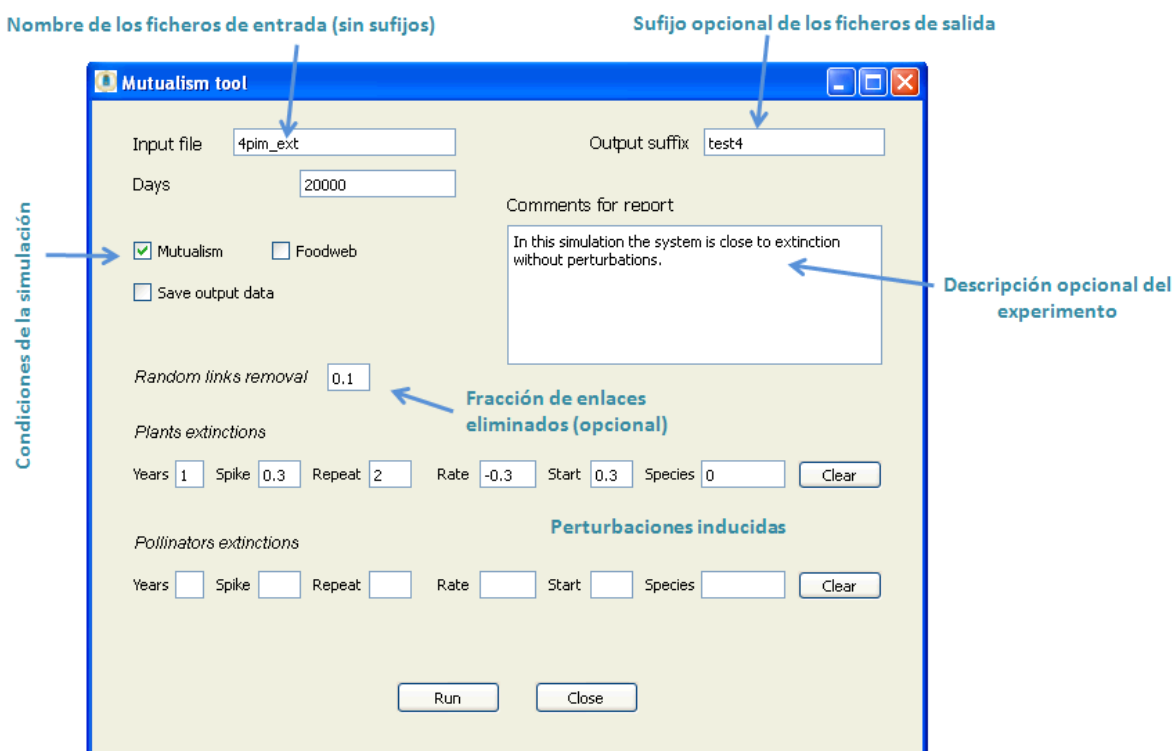


Figura 8: Interfaz de usuario de la herramienta

El significado de los distintos campos de entrada es el siguiente:

- **Input File.** Nombre de los ficheros de entrada en los que se describe el modelo tal y como se ha explicado en el apartado anterior. Deben encontrarse en el directorio /input que cuelga del directorio del ejecutable.
- **Days.** Días que dura la simulación. Es importante destacar que los parámetros del modelo como r o los coeficientes mutualistas deben indicarse anualizados.
- **Output suffix.** Sufijo en el nombre de los ficheros de salida a elección del usuario para una mejor identificación posterior de los resultados. Todos se generan en el directorio /output.
- **Comments for report.** En este campo se puede incluir una descripción del experimento que se guardará en el informe de resultados.
- **Mutualism.** Indica si la simulación debe hacerse con o sin mutualismo. Sirve para comprobar cómo decaen las poblaciones en su ausencia.
- **Food web.** Indica si hay una food web superpuesta (véase el apartado 2.3).

- **Save output data.** Indica si se desean guardar los valores de todas las poblaciones día a día. Pueden ser útiles para análisis posterior con otras herramientas o procesamiento gráfico.

Las perturbaciones a las que se puede someter al sistema son de dos tipos.

- **Random links removal.** Fracción de los enlaces mutualistas que se eliminan aleatoriamente. Se realiza de forma secuencial y equiespaciada en el tiempo.
- **Extinciones forzadas de plantas y/o polinizadores.** Simulan una caída causada por factores exógenos (epidemias, venenos, migraciones, etc). Pueden configurarse por separado para cada uno de los dos conjuntos. Se definen con estos parámetros:
 - **Years.** Número de años que dura la perturbación.
 - **Spike.** Fracción del año en el que está presente la perturbación. Si es uno indica todo el año.
 - **Repeat.** Número de veces consecutivas que se repite la perturbación.
 - **Rate.** Tasa de caída anual de la población afectada por la perturbación.
 - **Start.** Punto de la simulación en que comienza la perturbación (expresado como fracción de la duración total del experimento).
 - **Species.** Lista de especies afectadas, separada por comas si hay más de una.

3.4 Resultados de cada experimento

Cada vez que se lanza un experimento, se genera un conjunto de resultados con diferentes formatos. En la consola del sistema aparece información relativa a la ejecución en tiempo real, como las extinciones que se puedan producir. Estos datos se guardan también en el informe HTML (figura 10) que se escribe en el directorio `_output`.

La evolución de las poblaciones mutualistas y sus tasas equivalentes de crecimiento se almacenan en el mismo directorio para todos los experimentos. Si hay *food web* hay una figura adicional con las de la población de depredadores.

A voluntad del usuario se pueden guardar también todos los valores de las poblaciones .

Name	Size	Type
rep_4pim_ext__10000	2 KB	Chrome HTML Docu...
output_pict_foodweb_4pim_ext__10000	149 KB	PNG Image
output_pict_plantsandpols_4pim_ext__10000	127 KB	PNG Image
output_data_4pim_ext_a__10000	199 KB	Text Document
output_data_4pim_ext_b__10000	205 KB	Text Document
output_data_4pim_ext_c__10000	254 KB	Text Document

Figura 9: Ficheros de salida de un experimento. De arriba a abajo, informe HTML, imagen de evolución de las poblaciones con food web, ídem sin food web y ficheros de texto con los valores de las poblaciones de 10.000 días, de plantas, polinizadores y depredadores.

Binomial simulated mutualistic interaction. Input file: 4pim_ext days: 50000

=====

User Comment: Red con foodweb
Mutualist interactions enabled

Plants matrix: [4pim_ext_a.txt](#)

Pollinators matrix: [4pim_ext_b.txt](#)

Predators matrix c: [4pim_ext_c.txt](#)

Predators matrix d: [4pim_ext_d.txt](#)

Predator species : 5

Plant species: 4

Plant initial populations [25, 18, 25, 35]

Pollinator species: 4

Pollinator initial populations [15, 11, 20, 25]

Forced extinctions. Plants species [0], period (years): 1, numperiods: 5, spike: 1.00, rate: -0.900, start: 5000

Plant species 0 extinction in day 5842

Pollinator species 2 extinction in day 10473

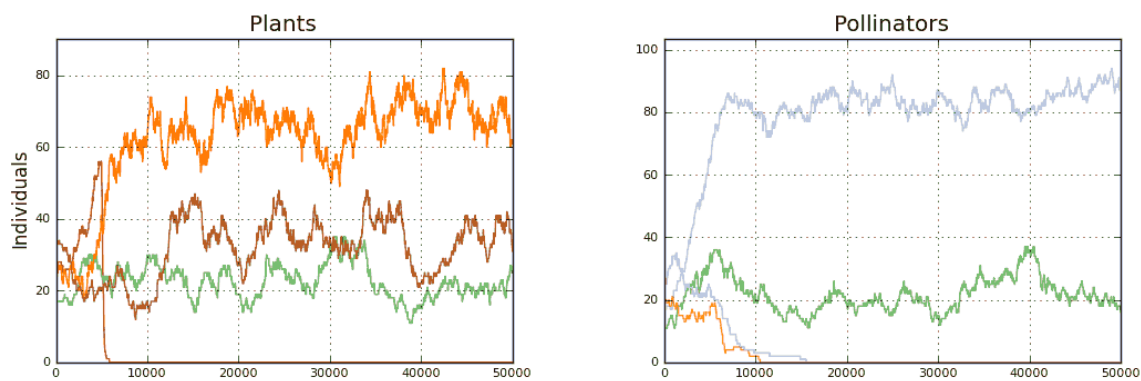
Predator species 1 extinction in day 10845

Pollinator species 3 extinction in day 15508

Elapsed time 33.76 s

Created 2012-07-09 17:35:06.218000

Populations evolution picture



Foodweb effect picture

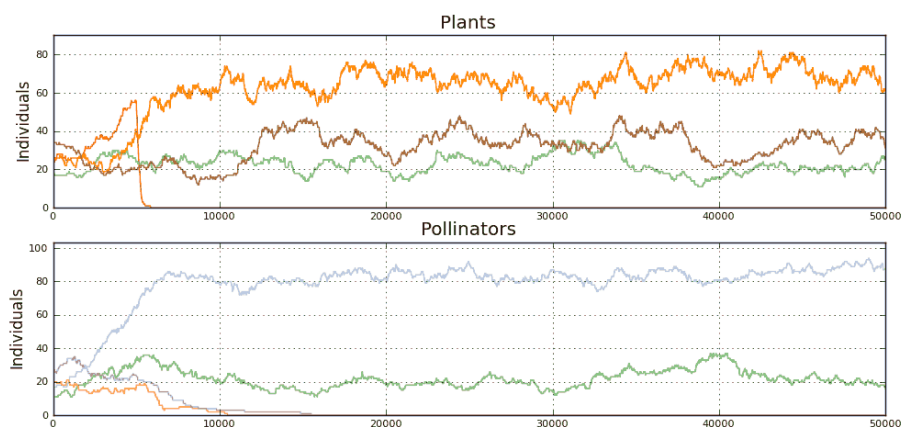


Figura 10: Informe de resultados de una simulación.

4 Experimentos y resultados

En este capítulo se describen los experimentos que se han llevado a cabo con la herramienta *SIGMUND* para validar numéricamente el modelo y explicar las características más destacadas del mutualismo.

4.1 Estabilidad en una comunidad simple

Comenzamos con la comunidad más sencilla posible, la que forman una especie de cada clases, para comprobar que las conclusiones teóricas sobre estabilidad a las que se llega en el apéndice se verifican.

La primera es que un sistema mutualista tiene dos puntos fijos estables. El primero corresponde a la extinción total (A. 4), el segundo a las poblaciones máximas (A. 7). Hay un punto de transición de gran interés que define si el sistema sobrevive o desaparece y que está definido únicamente por la razón de las poblaciones máximas.

Las ecuaciones del modelo son:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} \right) \left(r_1 + r_1 \beta_{12} \frac{N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} \right) \left(r_2 + r_2 \beta_{21} \frac{N_1}{K_2} \right)\end{aligned}$$

En el experimento N_1 es la población de plantas y N_2 la de polinizadores. Tomamos como valores máximos de cada población 100; para las plantas suponemos una tasa vegetativa anual de caída del 35% y para la de polinizadores 55%. Estamos trabajando con dos especies tan especialistas que dependen por completo de la presencia de la otra para su supervivencia, pero a efectos de experimentación numérica la suposición es válida.

La primera conclusión del análisis es que la estabilidad del punto de extinción exige que las tasas vegetativas sean inferiores a cero. Si fueran positivas, las especies prosperarían en ausencia de mutualismo y llegarían a las poblaciones máximas más despacio, pero nunca disminuirían.

En el experimento 1 se lanza una simulación sin mutualismo. El resultado es el esperado, las dos especies desaparecen.

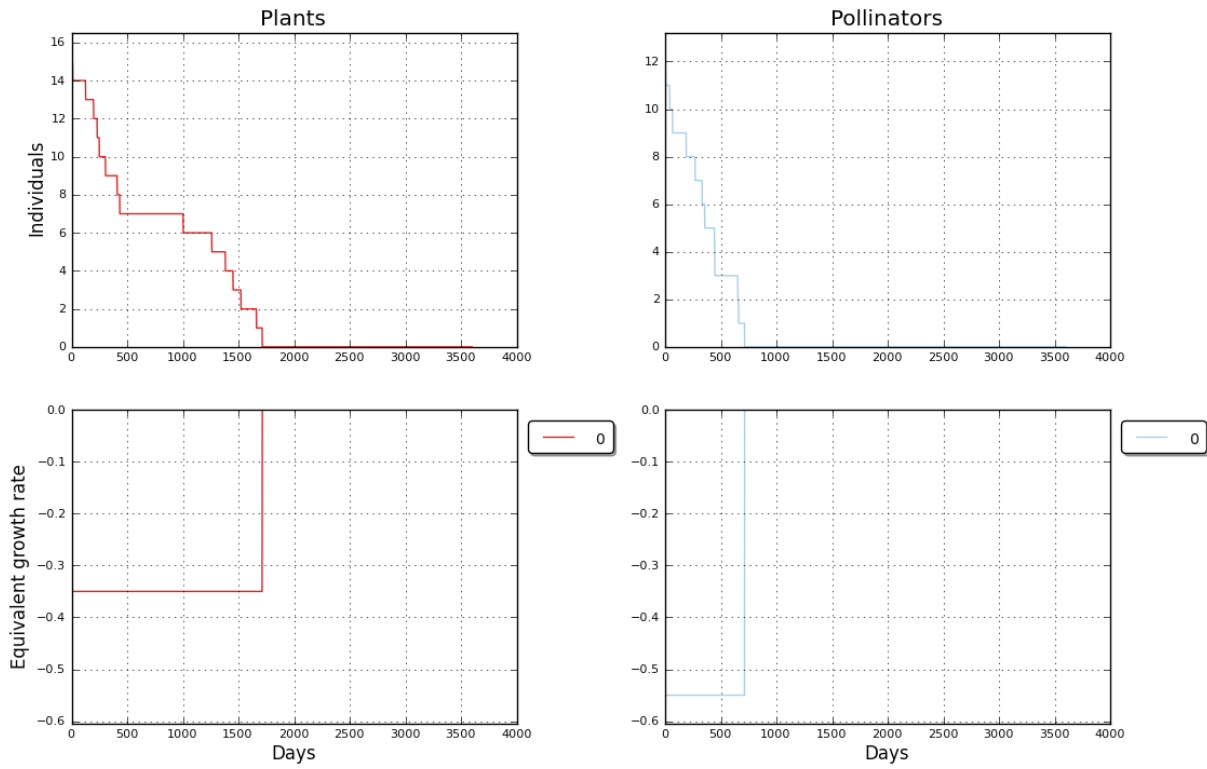


Figura 11: Experimento 1. Extinción de la comunidad de dos especies en ausencia de mutualismo. Las tasas r de crecimiento vegetativo son negativas en ambos casos.

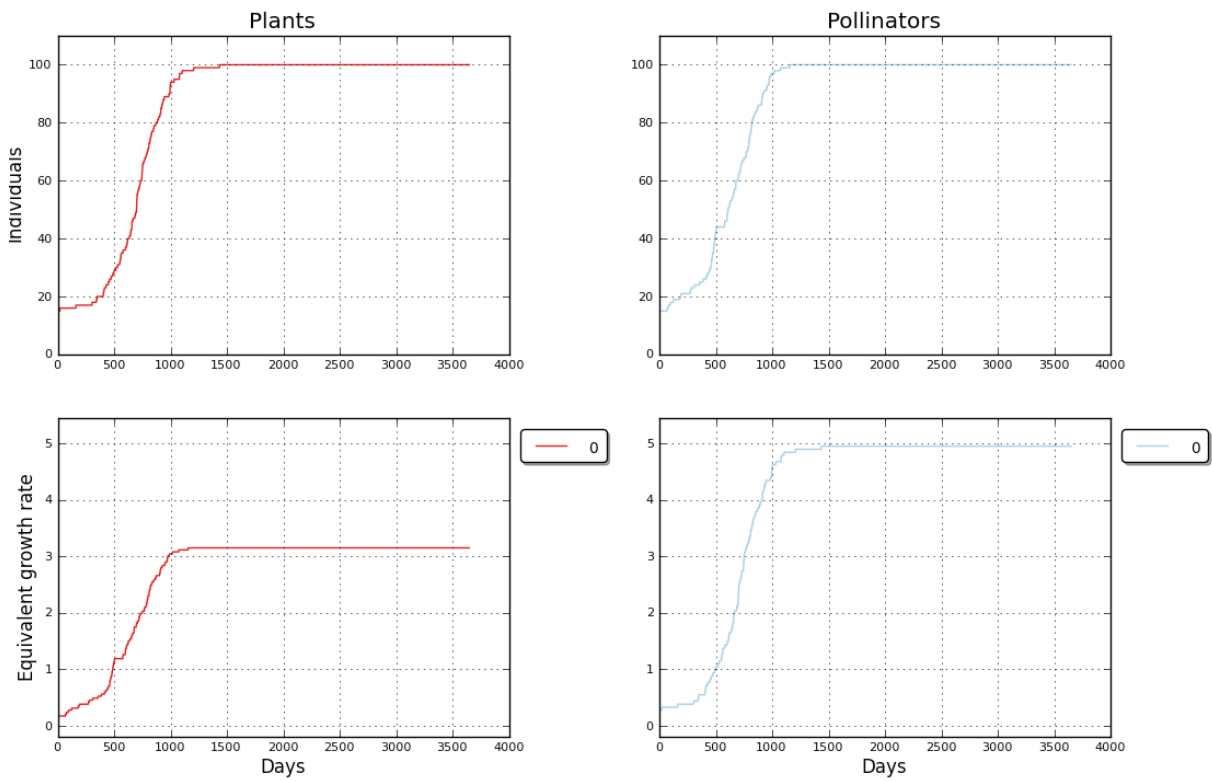


Figura 12: Experimento 2. Supervivencia de la misma comunidad de dos especies en presencia de mutualismo, que compensa las tasas vegetativas.

Por el contrario, cuando hay mutualismo las dos especies crecen hasta alcanzar los valores máximos. El análisis incluido en el apéndice indica que este punto también es estable bajo ciertas condiciones (A. 7) . Si se cumplen, la comunidad se recupera de las agresiones externas y vuelve a esos niveles. Esta es una de las razones de la solidez de estos ecosistemas.

En la figura 13 se muestran los resultados de un tercer experimento con las mismas especies. Tras haberse alcanzado el nivel de poblaciones máximo, las plantas sufren una perturbación intensa de origen exógeno (plaga, enfermedad, etc.) . Durante cuatro años consecutivos su población decrece con una tasa del -50%. A pesar de ello, la población de polinizadores se ve poco alterada y su presencia ayuda a una rápida recuperación de la de plantas una vez pasado el evento.

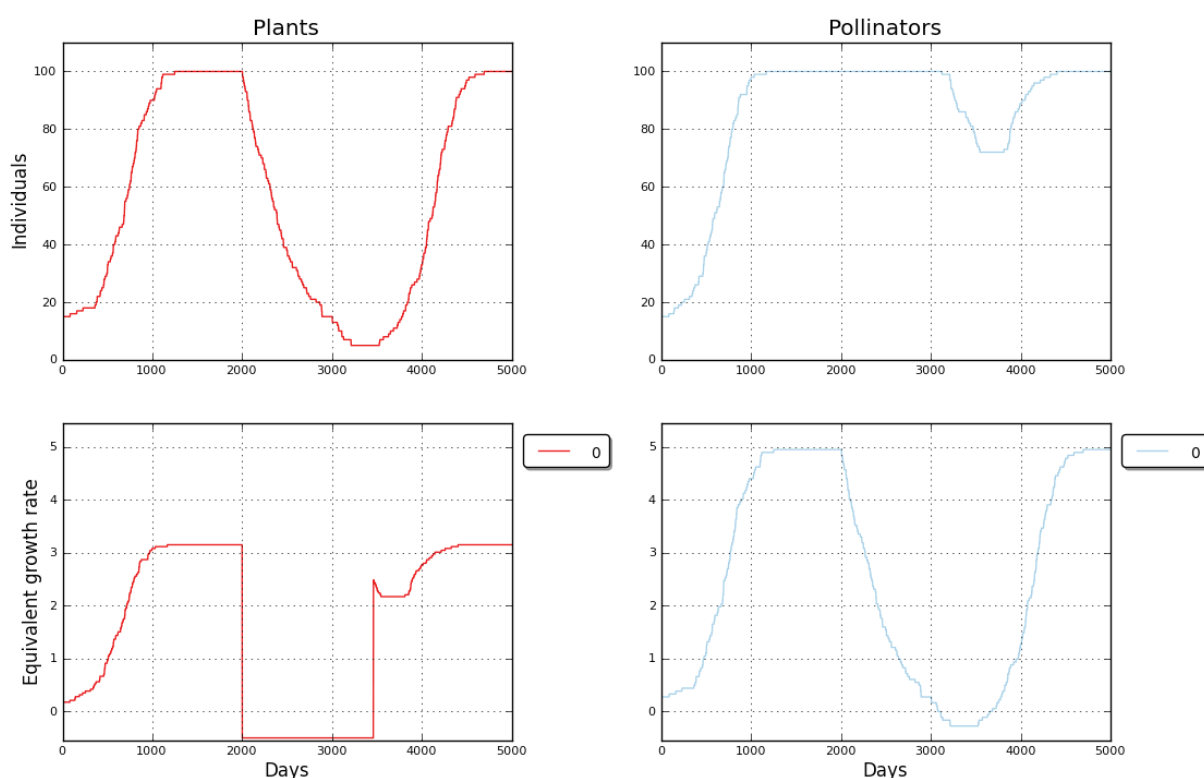


Figura 13: Experimento 3. Supervivencia de una comunidad mutualista ante un perturbación importante en una de las especies.

La condición para que esto se cumpla es que $\beta_{12} < -K_1/K_2$ y $\beta_{21} < -K_2/K_1$. Con los datos del sistema esto se traduce en $\beta_{12} < -1$ $\beta_{21} < -1$. Hacemos que valgan -2, con esto, la población inicial crítica de cada especie es 50 individuos. Si es menor, el sistema se extingue; si es superior crece hasta máximos; si es igual permanecería en el punto fijo de mínimo vital descrito en el apéndice.

En la figura 14 se corrobora este comportamiento, cambiando únicamente las poblaciones iniciales de plantas (40, 50 y 55 respectivamente).

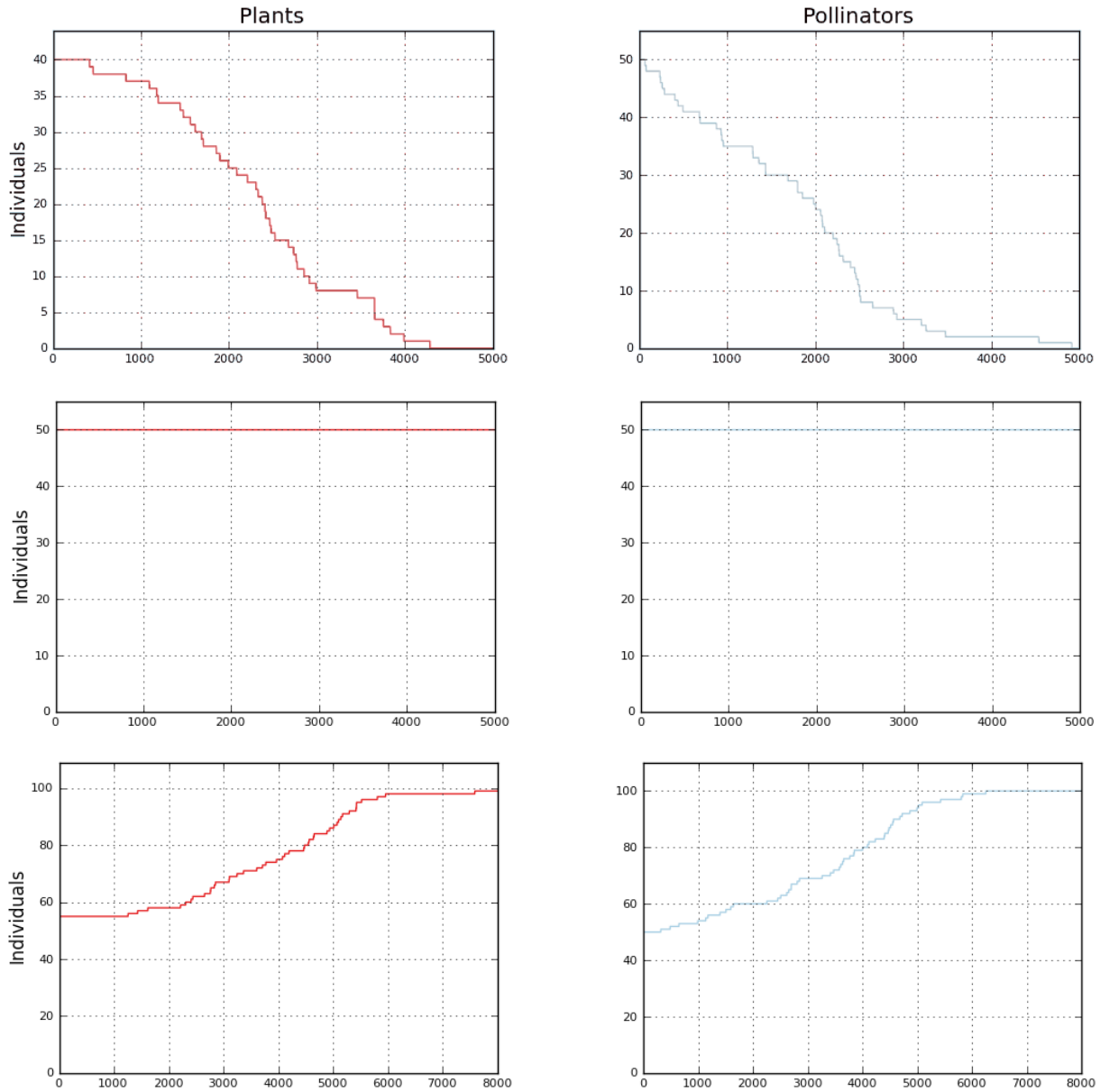


Figura 14: Experimentos 4, 5 y 6. Comportamiento en torno al punto crítico definido por $b_{12}=b_{21}=-2$ y $N_{1crit}=N_{2crit}=50$. En la figura superior $N_{1initial}=40$, el sistema se extingue; en la del centro permanece estable con $N_{1initial}=50$; en la inferior crece hasta los valores máximos con $N_{1initial}=55$. Para los tres casos $N_{2initial}=50$.

Cuando la comunidad se encuentra cerca de este punto resulta más vulnerable a las perturbaciones externas, porque el mutualismo compensa con muy poco margen la tasa de decrecimiento natural. Dicho de otra forma, los valores de r_{eq} están muy cerca de 0. Si se añade una caída adicional, el beneficio mutualista no basta para sostener a la comunidad que se termina extinguiendo.

Es lo que ocurre en el experimento 7, en el que se utilizan los mismos parámetros que en el 6. La especie de polinizadores sufre tres años de caída de un 60%. No llega a desaparecer en ese tiempo, pero cuando finaliza la perturbación, la población de plantas es inferior al nivel

crítico (50) y el beneficio mutualista ya no basta para recuperar la situación. Las tasas de crecimiento equivalentes de ambas especies están ya por debajo de cero, lo que conduce a la extinción completa de la comunidad.

El fenómeno resulta bien conocido en ecología, una población no puede recuperarse por debajo de un número crítico de individuos. Este ejemplo tan sencillo ofrece una explicación matemática para el caso del mutualismo.

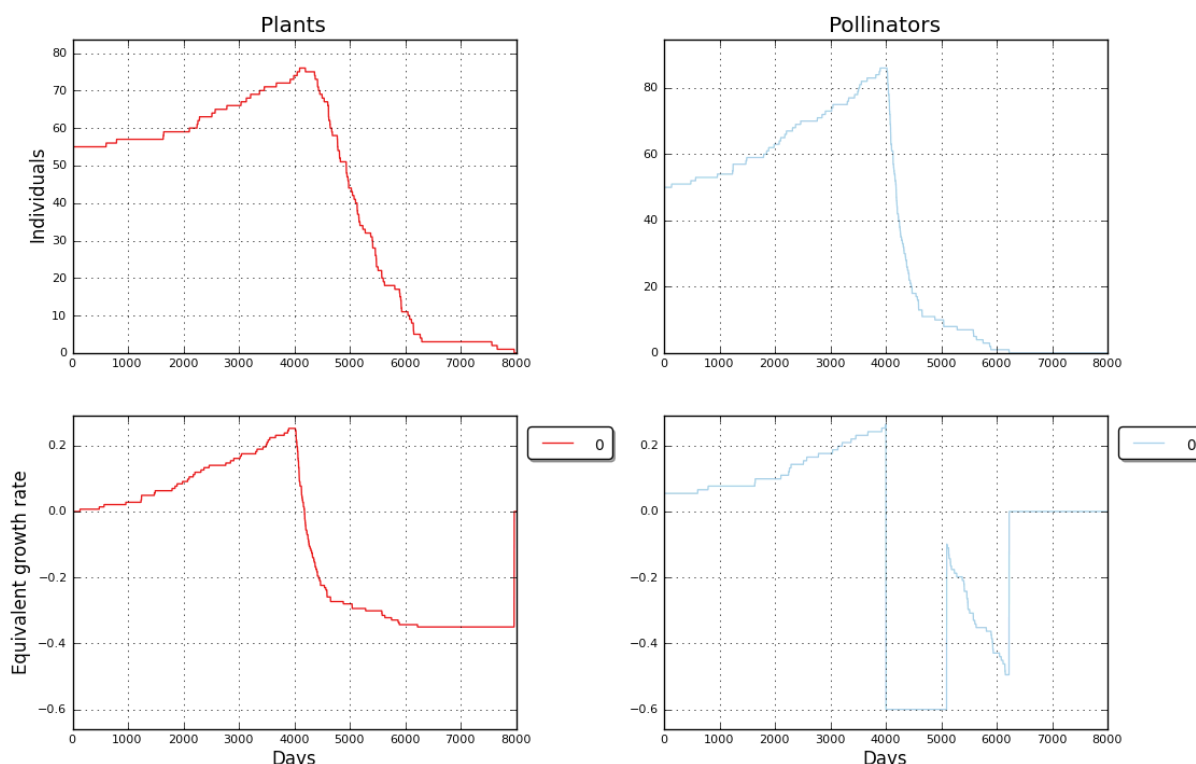


Figura 15: Experimento 7, Desaparición de una comunidad mutualista próxima al mínimo vital por una perturbación externa.

4.2 Estabilidad en comunidades más complejas

Aunque el análisis teórico en el apéndice se ha realizado para el caso mínimo de la comunidad con una especie por clase, los resultados pueden extrapolarse a otras más complejas. Los sistemas mutualistas son estables y resistentes si las poblaciones superan el punto que llamamos mínimo vital, que se encuentra resolviendo el sistema de ecuaciones (2.14).

Los tres experimentos siguientes se realizan con una red 4 x 4, para la que se han calculado las poblaciones críticas. Los comportamientos son los mismos que los de la figura 14, y se pueden apreciar algunos nuevos. En la figura 16, todas las especies se van extinguiendo de forma inexorable. Sin embargo, hay una de polinizadores, para la cual el beneficio mutualista compensa la tasa vegetativa.

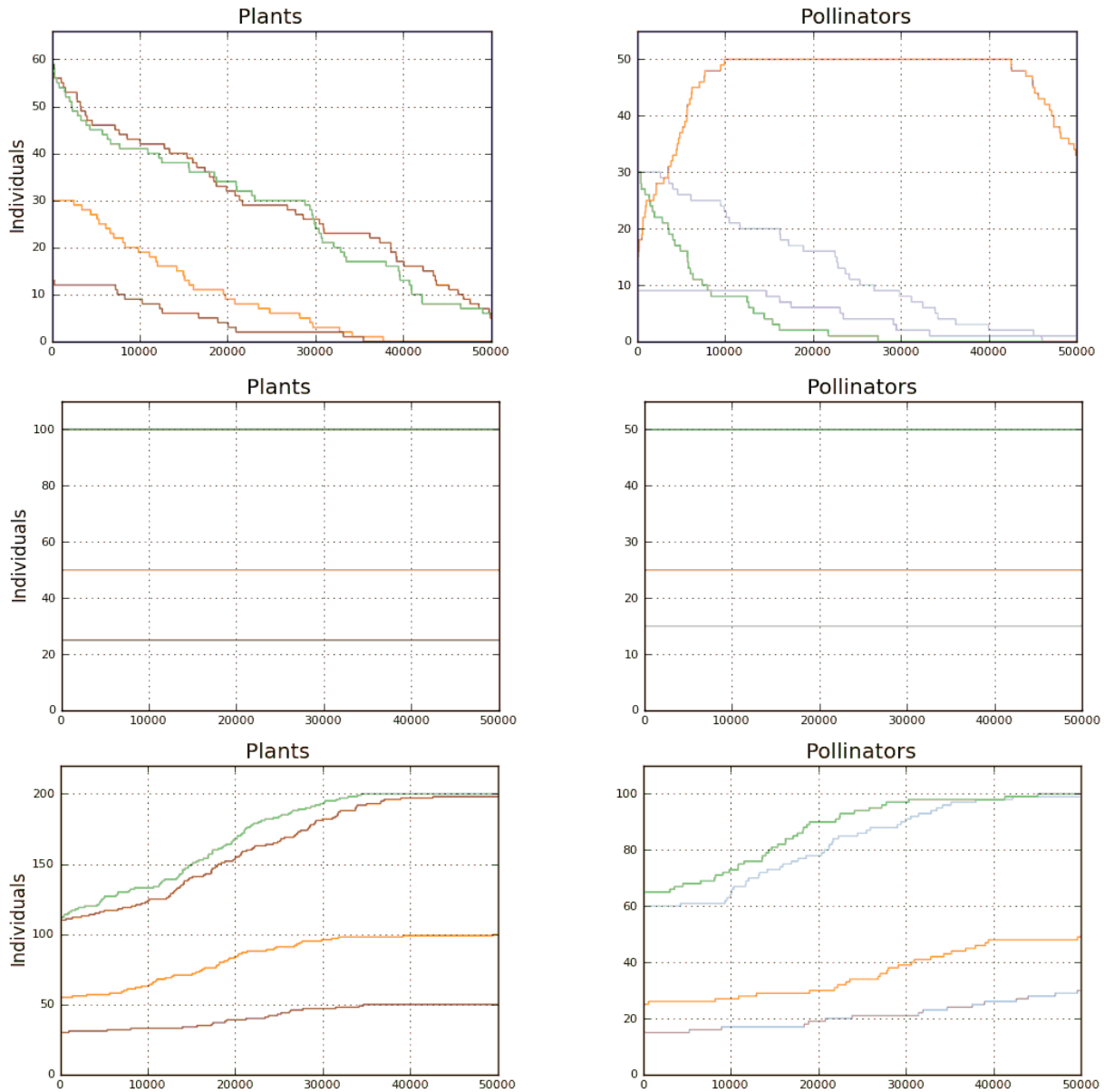


Figura 16: Experimentos 8, 9 y 10. Comportamiento de una comunidad mutualista de cuatro especies de cada clase con parámetros próximos al mínimo vital.

Esta especie se mueve hacia el estado estable de máxima población hasta que pasado el día 40.000 la desaparición de las plantas hace que su r_{eq} se vuelva negativo y comience a caer. Si la disminución de los ejemplares de plantas no fuese continua, como en este experimento, sino temporal, la especie de polinizadores se recuperaría. El mutualismo siempre tiene un efecto positivo, aunque se vea muy reducido por las circunstancias externas y esta propiedad es la que dota de resiliencia a estas redes.

Las relaciones son más complejas a medida que aumenta el número de especies y aparecen dinámicas muy ricas como vamos a explorar en el siguiente apartado.

4.3 Anidamiento y resistencia de las comunidades mutualistas

En la literatura se repite que el anidamiento es la característica que dota de resistencia a las comunidades mutualistas, aunque se han dedicado más esfuerzos a buscar una definición rigurosa y encontrar métricas que permitan caracterizarlo que a observar su influencia en la dinámica del sistema.

En este apartado partimos de una red 7 x 5 (siete especies de plantas, cinco de polinizadores) con anidamiento intenso. Una imagen permite entender mejor la estructura que determina su comportamiento.

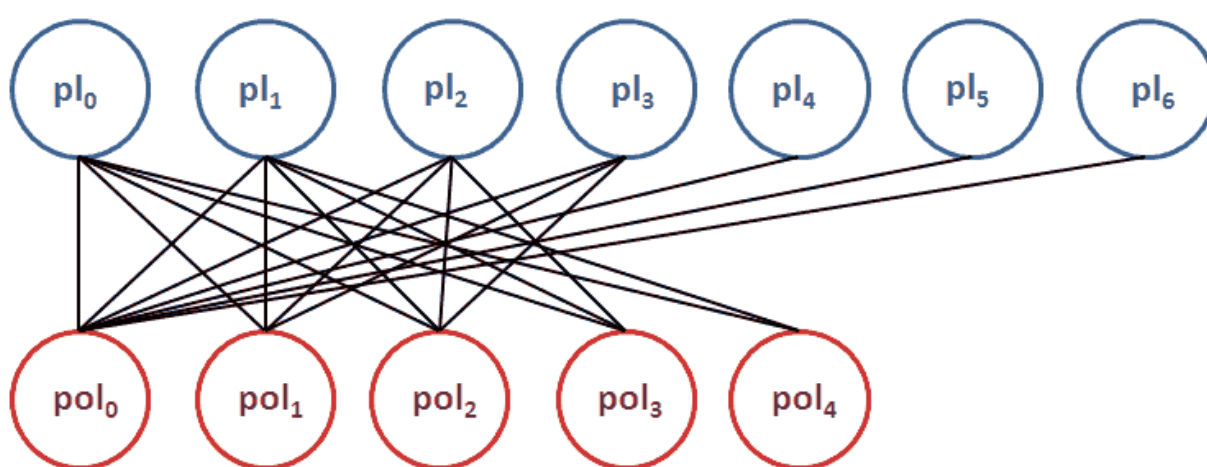


Figura 17: Red 7x5 para los experimentos de este apartado

Lo primero que hay que entender es la diferencia entre generalistas y especialistas. Las primeras especies tienen múltiples enlaces con las de la clase contraria, las segundas muy pocos. La especie de plantas 0 es muy generalista, mientras que las 4 , 5 y 6 son especialistas. Se entiende que la desaparición de una generalista afecta en gran medida al sistema, mientras que la pérdida de una especialista tiene menos impacto. Una generalista tiene más posibilidades de sobrevivir a una perturbación externa porque no depende de una sola especie del otro conjunto para mantener su población.

Las comunidades mutualistas tienen un núcleo de especies generalistas al cual se van añadiendo especialistas. Estas se conectan a las especies del núcleo y no a otras especialistas. Es lo que se conoce como anidamiento.

Se han elegido tasas de decrecimiento vegetativo reducidas (en torno al 5%) y unos coeficientes de mutualismo que hacen que las tasas equivalentes estén entre el 50% y el 110% anual. Las poblaciones iniciales se escogen por encima del mínimo vital pero próximas a él, de manera que las tasas de crecimiento equivalentes iniciales son muy reducidas. La figura 18 muestra la dinámica en ausencia de perturbaciones.

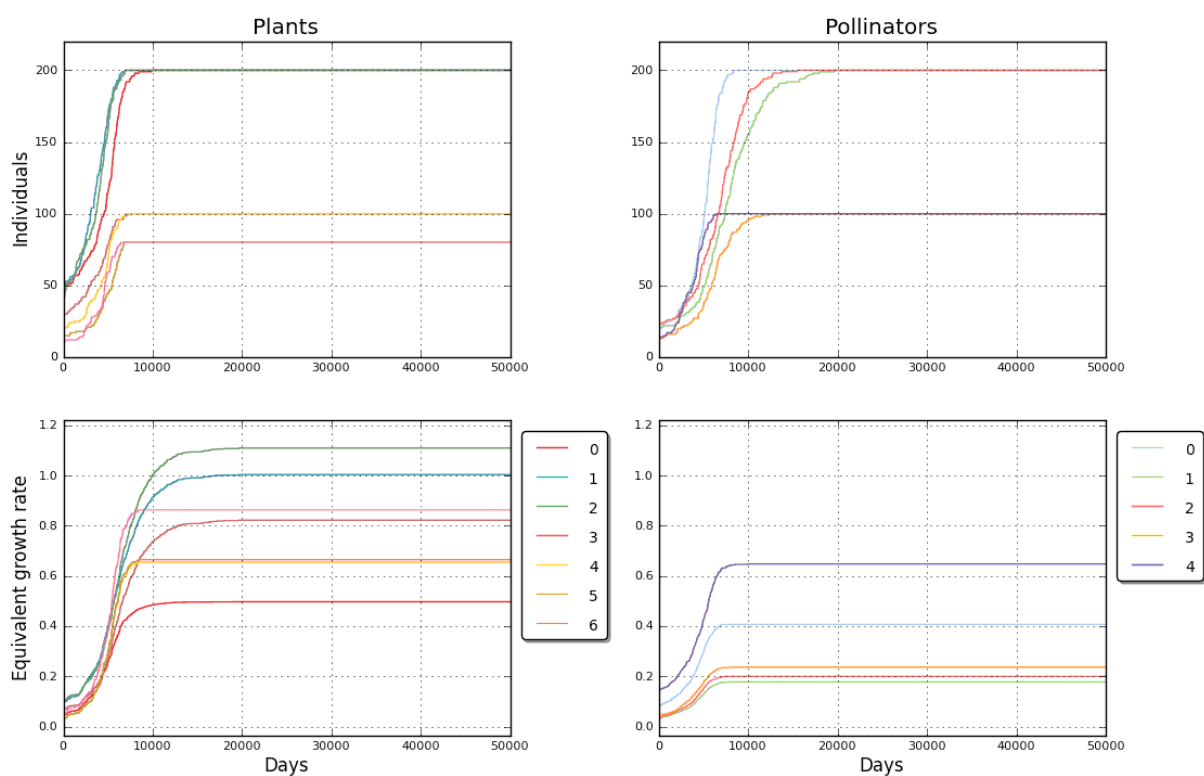


Figura 18: Experimento 11. Dinámica de la red en ausencia de perturbaciones externas.

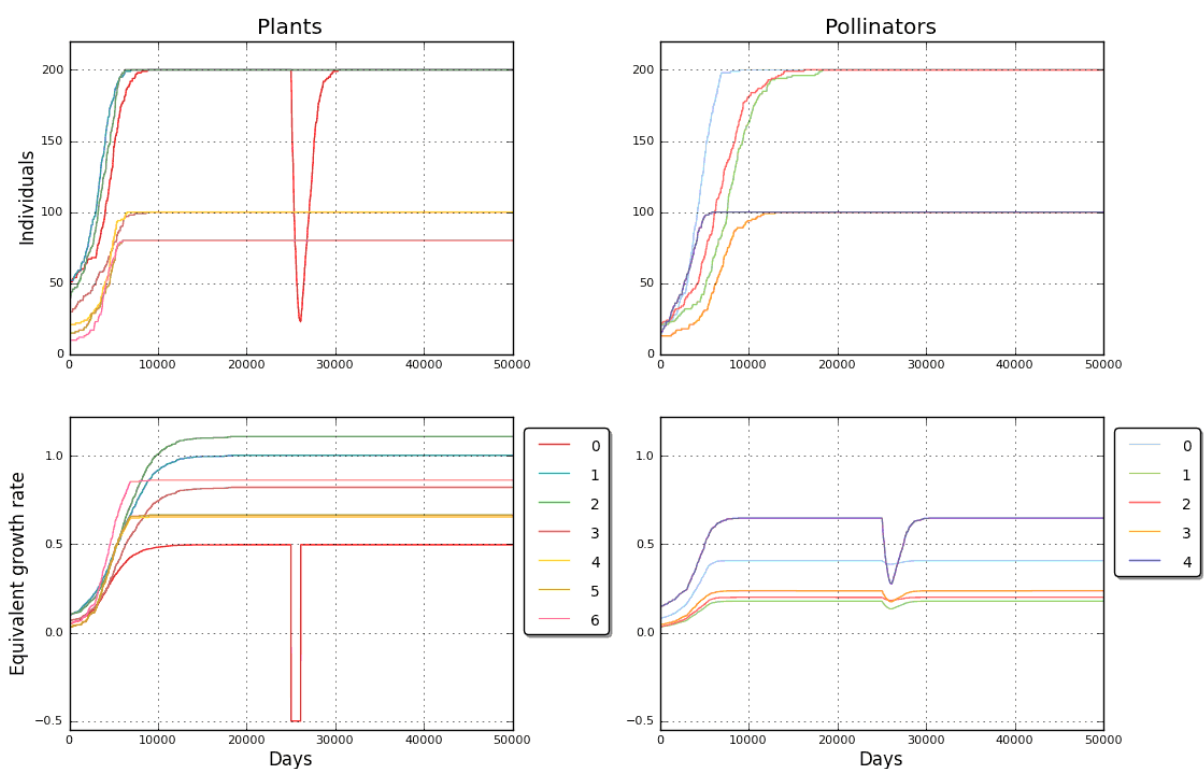


Figura 19: Experimento 12. Caída de la población de la especie de plantas más generalista durante tres años consecutivos con una tasa del 50%. Los polinizadores se encuentran en el estado de máxima población.

En el experimento 12 se provoca una caída de la población de la especie de plantas más generalista, durante tres años seguidos con una tasa del -50%. A pesar de que es un ataque importante, la red apenas se resiente porque está en el máximo de poblaciones y la reducción de las tasas de crecimiento equivalentes de los polinizadores no llegan hasta valores negativos. Tampoco hay una especie que dependa por completo de la de plantas atacada. Tras la desaparición del evento externo, la comunidad recupera el estado estable.

No ocurre lo mismo si la especie atacada es la más generalista de los polinizadores (figura 20). Las plantas 4, 5 y 6 son especialistas que dependen de ella para sobrevivir. En el experimento 13, se fuerza la extinción del polinizador 0 y las especies de plantas generalistas desaparecen como consecuencia.

Lo más interesante es que como resultado de las extinciones se configura una nueva red mutualista 4x4, con núcleo de generalistas y anidamiento. El anidamiento parece dotar de una estructura fractal a las comunidades mutualistas. Ante la perturbación más dañina posible, que hace desaparecer alguna de las especies del núcleo y las especialistas que dependen de ella, la red superviviente mantiene una estructura similar y propiedades análogas.

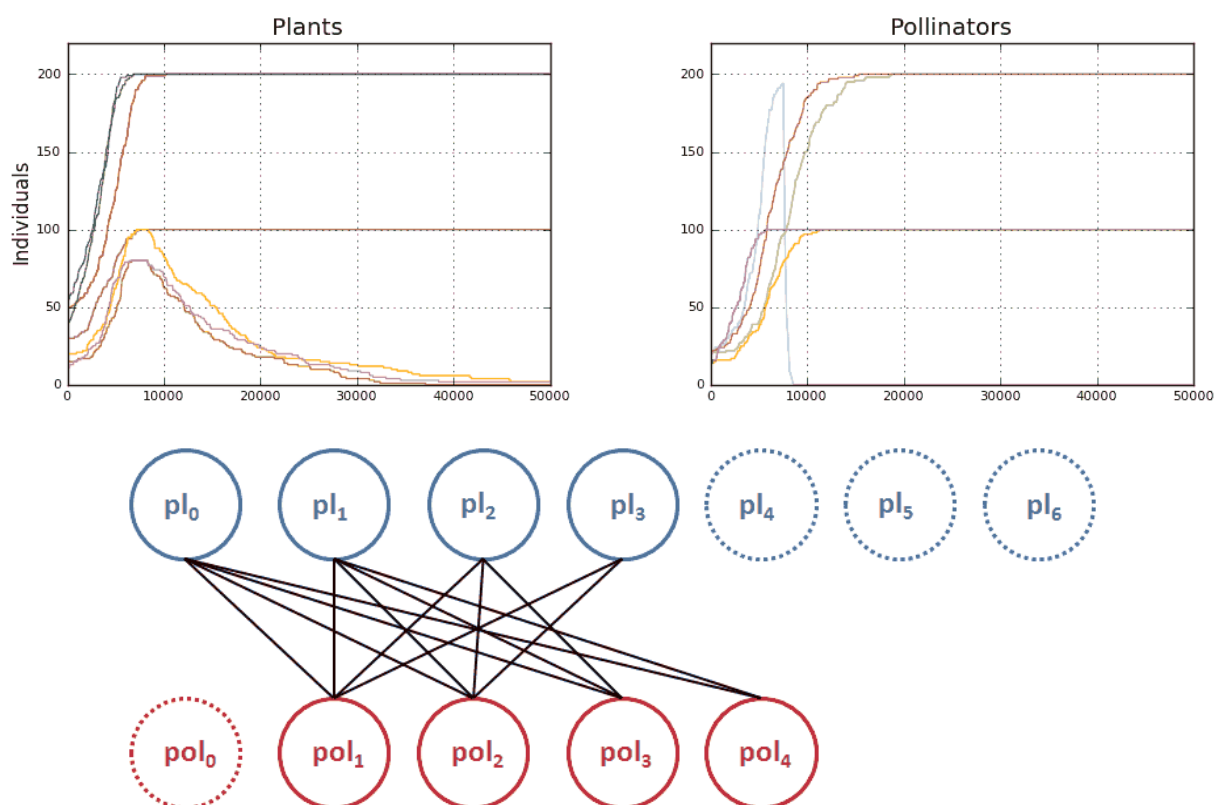


Figura 20: Experimento 13. Extinción del polinizador 0 que arrastra a las plantas 4, 5 y 6. Como consecuencia se configura una nueva red mutualista 4x4 que también está anidada.

Las probabilidades de supervivencia de una nueva especie que llega al ecosistema aumentan si su primer enlace es con un generalista. En el experimento 14, el polinizador 5 se incorpora a la red por una relación de mutualista con la planta 4, que como acabamos de ver es especialista. En realidad, la llegada de este polinizador mejora las posibilidades de supervivencia de esa especie de planta que ya no depende en exclusiva del polinizador 0, pero para el experimento se ha configurado un beneficio mutualista muy pequeño.

Se somete el sistema a la misma situación de estrés que en el experimento previo. El polinizador más generalista se extingue y arrastra a las especies 4, 5 y 6 de plantas. El polinizador 5 termina también extinguiéndose arrastrado por la planta 4. Vemos cómo la extinción de una especie de polinizador termina provocando la de otra de su misma clase. Este es el origen de las extinciones en cascada.

Si se conectase con cualquiera de las plantas del núcleo generalista, no habría sufrido ninguna caída por la desaparición del polinizador 0.

¿Qué ocurre si el beneficio mutualista que aporta el nuevo polinizador a la planta 4 es más intenso? En ese caso logra compensar la desaparición del polinizador generalista y ambas especies sobreviven a la perturbación externa.

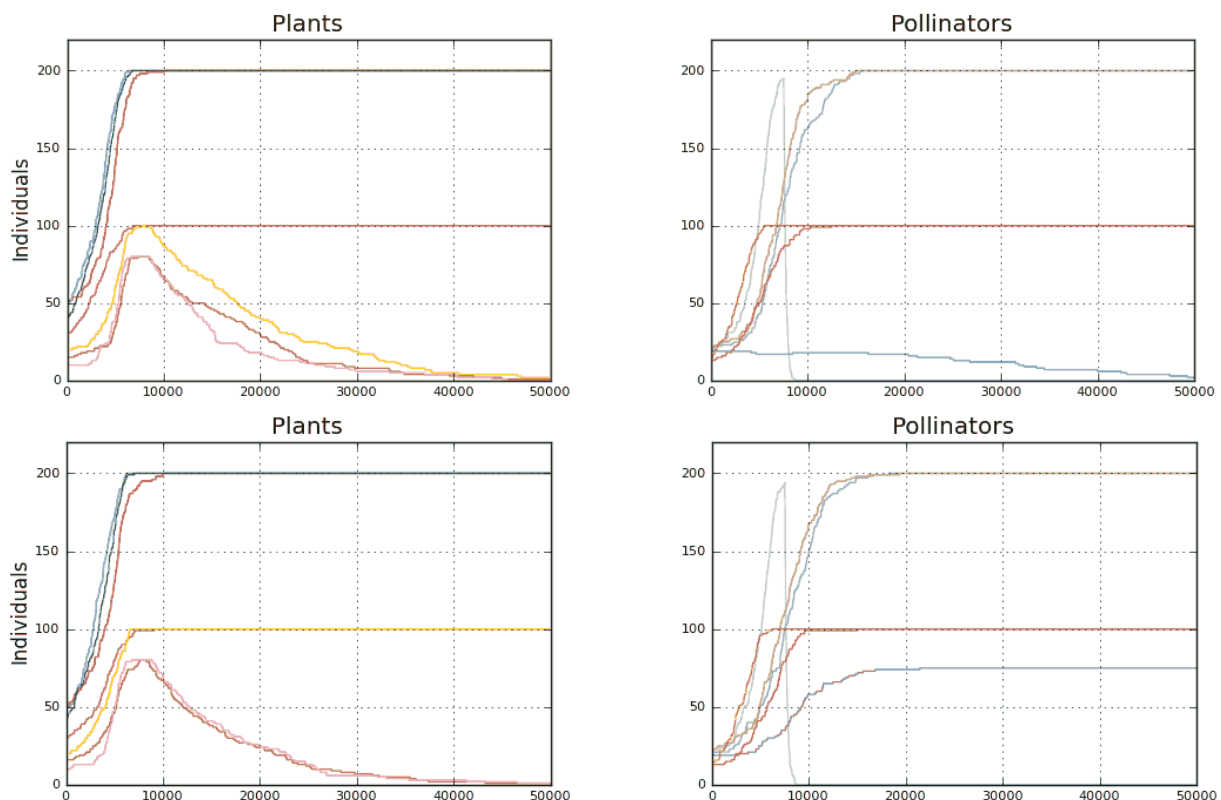


Figura 21: Experimentos 14 y 15. En el primero de ellos, el polinizador recién llegado al sistema se ve arrastrado a la extinción por la desaparición de la planta 4. En el segundo, la interacción mutualista es más fuerte y permite compensar la desaparición del polinizador 0, de manera que la planta 4 sobrevive.

4.4 Extinciones en cascada

Aunque las comunidades mutualistas muestran una notable resistencia ante las situaciones adversas, como se ha comprobado en los experimentos precedentes, pueden llegar a destruirse por una extinción en cascada, un fenómeno bien caracterizado por la ciencia de redes [17], [22] y objeto de estudio habitual en ecología (véase una revisión reciente en [25]).

La descripción cualitativa de esta eventualidad es simple. Hemos visto como, ante la desaparición de una especie generalista de una clase que puede arrastrar a varias de la otra, la subred resultante mantiene una estructura autosimilar (experimento 15). Esta se sostendrá si las poblaciones sobrevivientes están por encima del mínimo vital de esa subred, pero si no es así otras especies se extinguen, pudiendo llevar a la desaparición total del ecosistema.

Los experimentos 16 y 17 se han diseñado para comprobar cómo una misma red puede recuperarse por completo o desaparecer ante perturbaciones no muy diferentes. Se emplea la red 4x4 del experimento 10, cuyas poblaciones iniciales están levemente por encima del mínimo vital.

La especie de planta más generalista experimenta una caída durante un año con una tasa del -50%. Esto afecta a dos especies de polinizadores cuyas tasas equivalentes se vuelven negativas, sin embargo el sistema se recupera y evoluciona hacia el estado estable de poblaciones máximas.

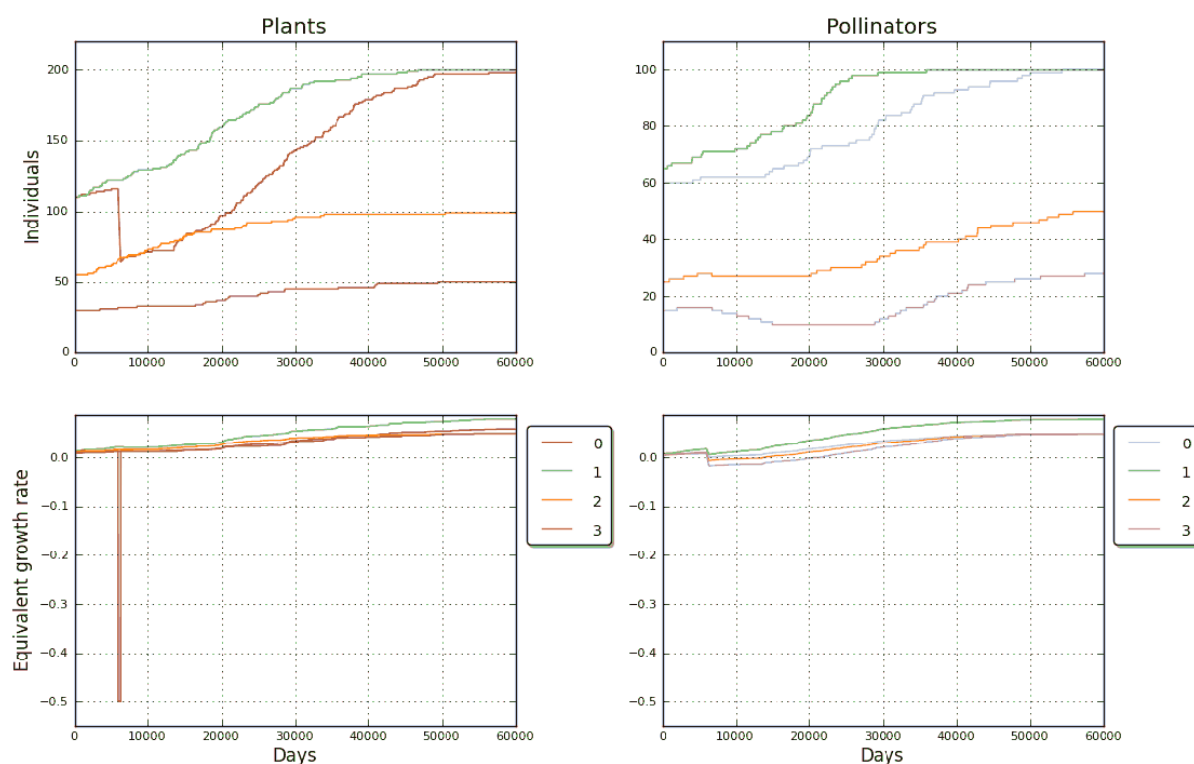


Figura 22: Experimento 16. La especie de planta más generalista sufre una perturbación exterior que provoca una caída de un año con una tasa del -50%, El ecosistema sobrevive.

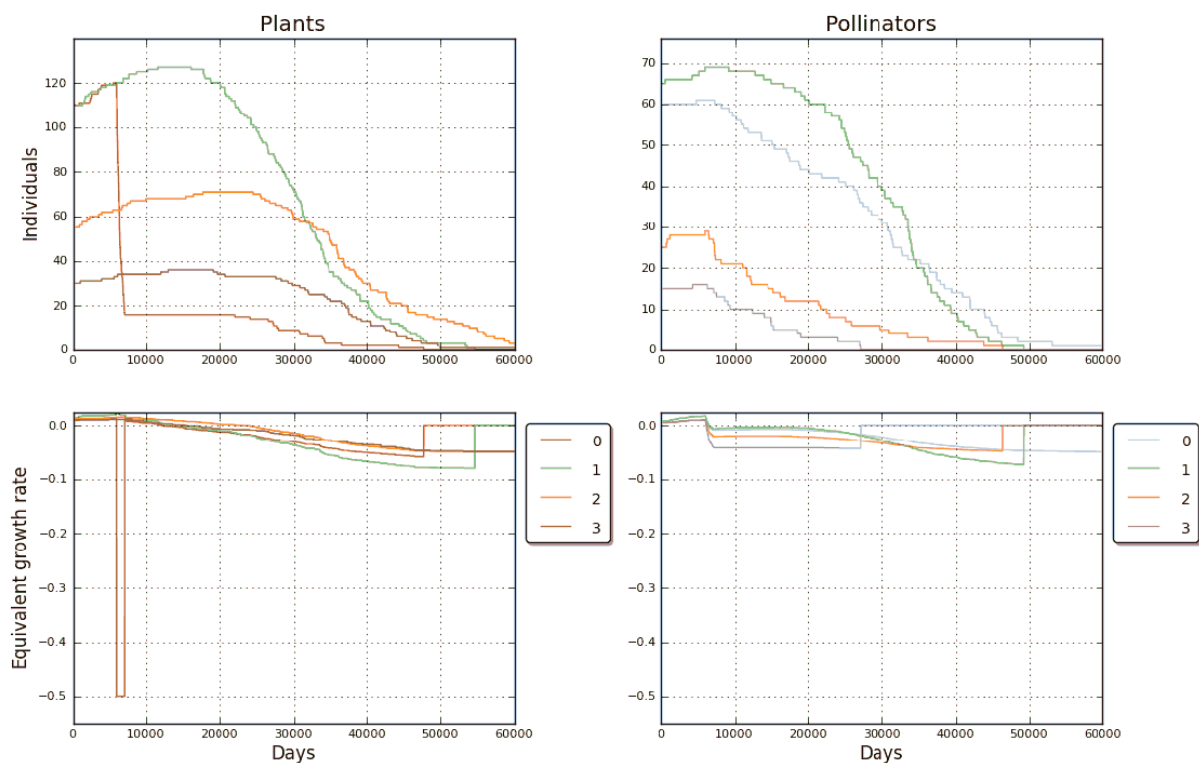


Figura 23: Experimento 17. La misma red sometida a una perturbación de la misma intensidad y tres años de duración. Se produce la desaparición del sistema por extinción en cascada.

Si en lugar de un año, la perturbación dura tres, se produce la extinción en cascada. La población de la planta generalista cae por debajo del mínimo vital y aunque no desaparece de inmediato arrastra a los polinizadores que a su vez inducen la caída de las tasas equivalentes de otras plantas a valores negativos. En cuanto todas las especies quedan por debajo de esa cifra el sistema está abocado a la desaparición. Nótese que el ataque se produce cuando aun no se ha alcanzado el estado de máximo de poblaciones y por tanto la red es más vulnerable. Esta situación es la habitual en un sistema biológico si se tienen en cuenta los efectos de los depredadores.

Como se explica en [17], para que ocurra este acontecimiento catastrófico en cualquier red es necesario atacar los nodos más interconectados. La desaparición de especies especialistas aisladas no pone en riesgo la continuidad del ecosistema, pero hay un gran peligro cuando las perturbaciones afectan al núcleo generalista. Es lo mismo que se ha observado en *food webs* [3]. Lo más llamativo de este comportamiento es que puede producirse eliminando un único nodo de la red, aunque en redes reales hay muchas más especies y menos probabilidad de destruir el núcleo. En el núcleo de generalistas hay suficiente redundancia para que haya que eliminar cerca del 80-90% de las especies para que la red se deshaga. Para contribuir más a la resiliencia de estas redes, los pesos de las interacciones entre estos es mayor que con los especialistas [12]. Estos resultados sugieren investigar la probabilidad de destrucción de la red mutualista en función de sus parámetros de conectividad y anidamiento.

4.5 Efecto de la superposición de una *food web*

La existencia de una comunidad mutualista aislada es interesante desde un punto de vista teórico, pero en la realidad los dos conjuntos de especies estarán sometidos a la presión de sus depredadores naturales.

Para observar cómo se enriquece la dinámica, se ha añadido al simulador la posibilidad de superponer al modelo mutualista una *food web* muy simple (figura 3). El principal efecto es que los depredadores impiden a las poblaciones de mutualistas alcanzar los máximos de manera permanente como se puede observar en la figura 24.

La red resultante sigue siendo muy resistente a las perturbaciones si se encuentra cerca del punto de máximos. Aunque se elimine por completo la población de plantas más generalista, caen con ella dos especies de polinizadores y una de depredadores pero la subred resultante sigue siendo viable.

Si se escogen los parámetros para que la red se encuentre próxima al mínimo vital incluso en máximos, será más vulnerable y pueden producirse extinciones en cascada como las del experimento 17.

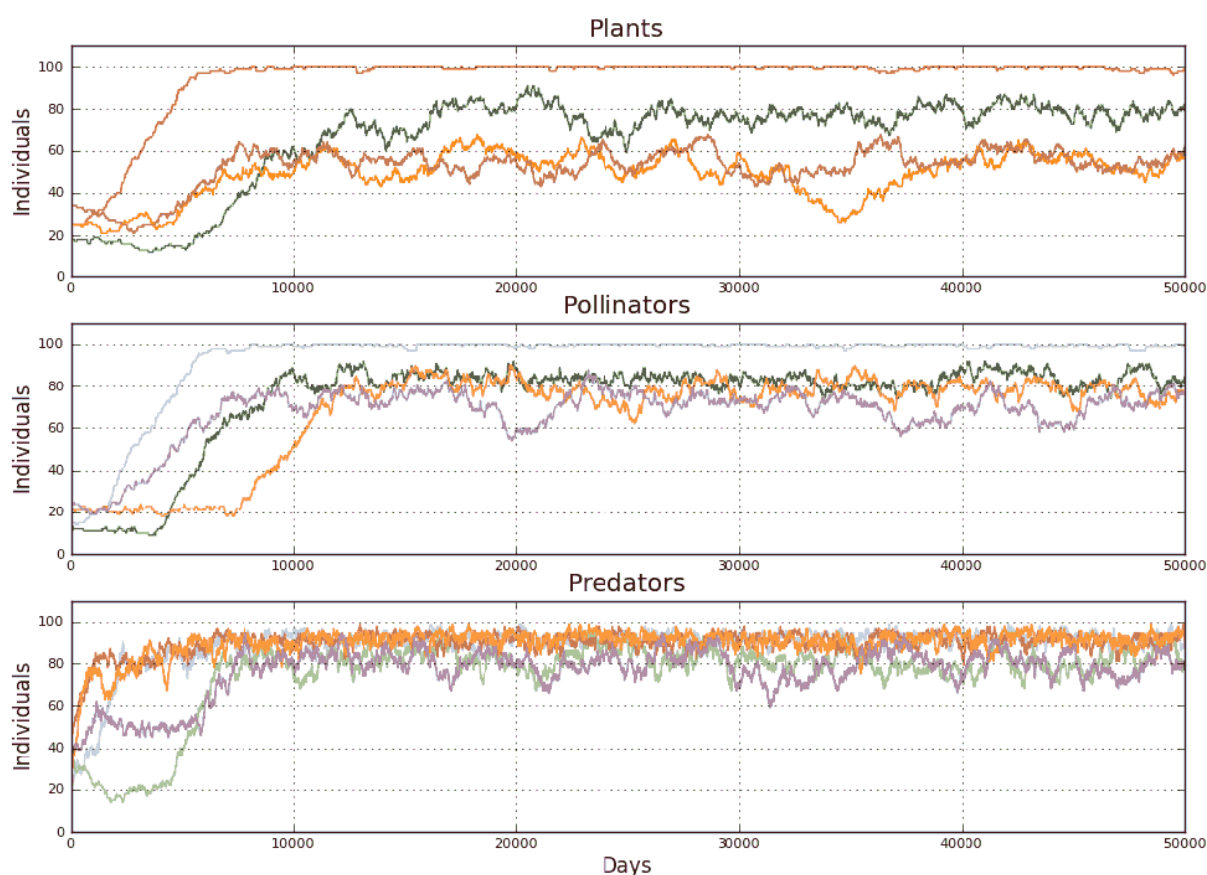


Figura 24: Experimento 18. Superposición de una *food web* a una red mutualista 4x4.

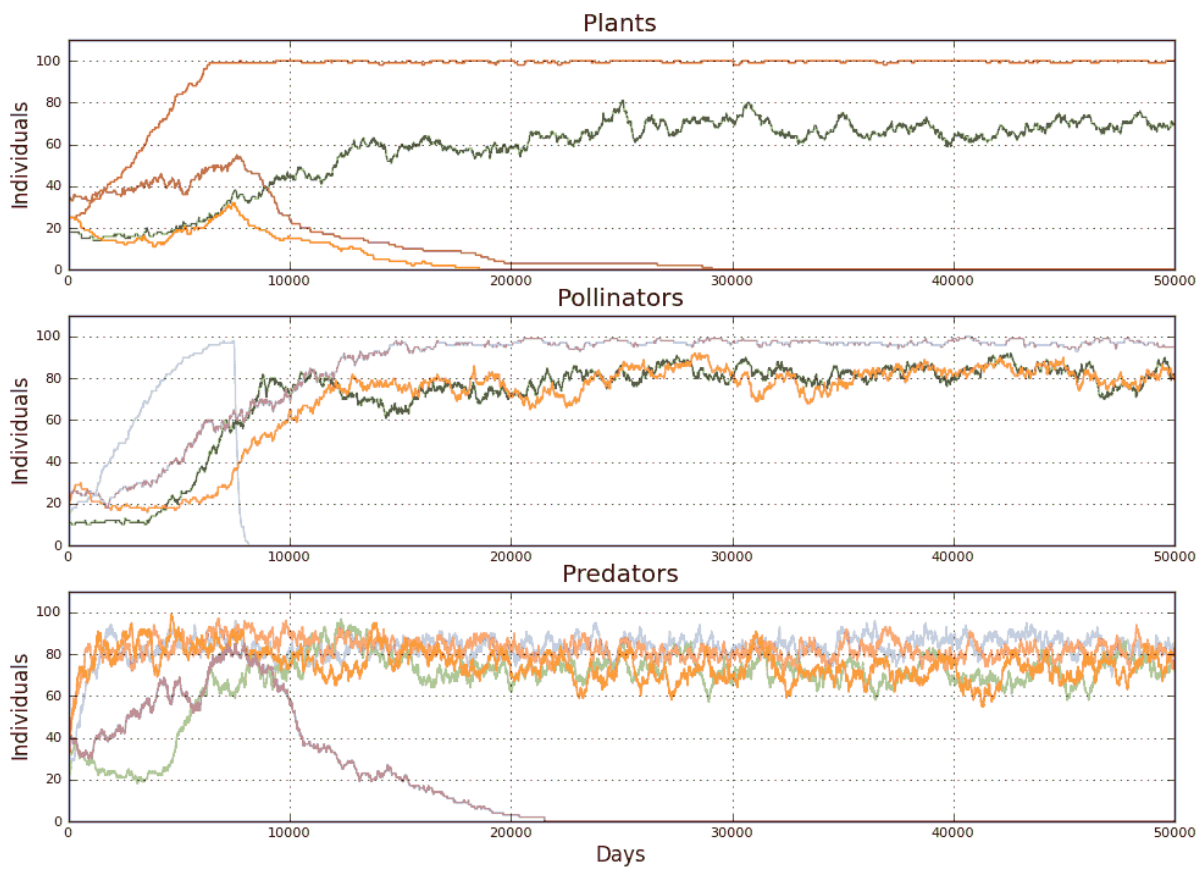


Figura 25: Experimento 19. Resistencia de una red mutualista con *food web* superpuesta ante la desaparición del polinizador más generalista.

5 Conclusiones

En este trabajo se ha propuesto un modelo de dinámica de poblaciones que maneja el beneficio mutualista como un incremento de la tasa vegetativa de reproducción, dando lugar a una tasa global equivalente. La ecuación resultante es una extensión de la logística de Verhulst en la que r varía con la contribución del conjunto del sistema, pero está limitada con el mismo factor lineal $(1-N/K)$ de la original.

El análisis teórico de estabilidad indica que, con este modelo, hay un punto crítico que determina la supervivencia o desaparición de las especies y las simulaciones sugieren que incluso del sistema completo.

Para la resolución de las ecuaciones, se ha convertido el modelo determinista en uno estocástico en el que nacimientos y reproducciones se modelan como procesos binomiales. Bajo estos supuestos se ha construido el simulador *SIGMUND* que permite lanzar de forma sencilla experimentos numéricos para observar algunos de los comportamientos conocidos de estas comunidades.

Se ha comprobado que cuando las poblaciones se encuentran netamente por encima del mínimo vital, el sistema es muy resistente a perturbaciones exteriores que produzcan caídas bruscas en algunas especies.

Se observa también una de las propiedades que nacen del anidamiento. Si una de las especies generalistas desaparece por completo, arrastra a alguna de las especialistas conectadas, pero la subred resultante es autosimilar y sobrevive si las especies que quedan están por encima del mínimo vital del nuevo conjunto.

Si la comunidad se encuentra próxima al nivel de supervivencia se puede producir una extinción en cascada con un ataque sobre una especie generalista. La diferencia de intensidad de una perturbación que causa la destrucción completa de la comunidad y otra de la que se recupera sin secuelas puede ser muy pequeña. En sistemas con numerosas especies y un núcleo mutualista muy conectado es improbable que una sola extinción acabe con el resto, lo que puede explicar la ventaja evolutiva del mutualismo.

Se ha experimentado también con la diferencia que supone para una nueva especie conectarse a una especie generalista o a otra especialista. En el segundo caso es más vulnerable a verse arrastrada por una cadena de extinciones, y esto explica que las redes

mutualistas sean intensamente anidadas, ya que favorecen la supervivencia del núcleo de generalistas y de las especies que se conectan a él.

La superposición de una *food web* enriquece la dinámica al modelar el efecto de los depredadores, un aspecto que no se suele tener en cuenta en los análisis teóricos del mutualismo. Los resultados invitan a aumentar la complejidad de los modelos, incluyendo los distintos fenómenos que afectan al ecosistema.

Este trabajo es un primer paso para construir una plataforma de simulación de poblaciones mucho más potente. Además de incluir otros modelos de mutualismo descritos en la literatura, hay que permitir incluir distintos tipos de procesos estocásticos para simular los eventos de reproducción y muerte. También resulta de gran interés programar el grado de anidamiento de la red para estudiar su influencia en la dinámica, y cómo puede relacionarse con el punto de mínimo vital.

Aunque el simulador permite programar perturbaciones simples, en la realidad estas se ajustarán mejor con procesos estocásticos.

Un campo que queda por explorar es la estimación numérica de los parámetros del modelo en función de datos reales. Las matrices de interacción recolectadas con una paciente observación de campo deberán ser el punto de partida de esta línea.

En el terreno teórico, se puede profundizar en el análisis de estabilidad, que en este trabajo se ha limitado a dos especies.

Referencias

- [1] Allesina S, Tang S. 2012. Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483:205–208.
- [2] Balcan D, Colizza V, Gonçalves B, Hu H, Ramasco J, Vespignani J, 2009. Multiscale mobility networks and the spatial spreading of infectious diseases. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106:21484–89.
- [3] Bascompte J, 2009. Disentangling the Web of Life, *Science* 325:416–419
- [4] Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant animal mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100:9383–87.
- [5] Bascompte J, Jordano P. 2007. Plant–animal mutualistic networks: The architecture of Biodiversity, *Annu Rev Ecol Evol Syst* 38:567– 593.
- [6] Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-García A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J, 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*. 458:1018–20.
- [7] Brännström A, Sumpter DJT, 2006. Stochastic analogues of deterministic single-species population models, *Theoretical Population Biology* 69:442 – 451.
- [8] Dean AM. 1983. A simple model of mutualism. *The American Naturalist* 121:409–417
- [9] Eclipse, sitio oficial, <http://www.eclipse.org>
- [10] Elton CS, 1927. *Animal Ecology*, McMillan, New York, facsímil digital disponible en <http://archive.org/details/animalecology00elto>
- [11] Galeano J, Pastor JM, Iriondo JM. 2008. Weighted–Interaction Nestedness Estimator (WINE): A new estimator to calculate over frequency matrices. *Environmental Modelling & Software* 24: 1342–46.
- [12] Gilarranz LJ, Galeano J, Pastor JM, 2012. The architecture of mutualistic weighted networks. *Oikos* 121:1154–1162
- [13] Gustafsson L, Sternad M. 2007. Bringing consistency to simulation of population models – Poisson Simulation as a bridge between micro and macro simulation, *Mathematical Biosciences* 209:361–385
- [14] Holland NJ, De Angelis DL, 2010. A consumer–resource approach to the density–dependent population dynamics of mutualism, in *Ecology*, 91:1286–1295.
- [15] Holland NJ, 2012. Population Dynamics of Mutualism. *Nature Education Knowledge* 3(6):2
- [16] Kendall BE, Marion E, (2010). A stochastic model for annual reproductive success, *The American Naturalist* 175:461–468.
- [17] Lai Y–C, Motter A, Nishikawa T, 2004. Attacks and Cascades in Complex Networks, *Lect. Notes Phys.* 650:299–310
- [18] Langtangen HP, 2009. *A Primer on Scientific Programming with Python*, Springer.
- [19] Malthus TR, 1798. An Essay on the Principle of Population. Versión digital: <http://129.237.201.53/books/malthus/population/malthus.pdf>
- [20] MATPLOTLIB, sitio oficial, <http://matplotlib.sourceforge.net>.
- [21] May RM, 1976. Models for two interacting populations, in *Theoretical ecology: principles and applications*, pp. 49–71, Saunders Ed., Philadelphia.
- [22] Motter A, Lai Y–C, 2002. Cascade–based attacks on complex networks. *Phys Rev E* 66:065102.
- [23] Python, sitio oficial, <http://www.python.org>
- [24] Runge MC, Sanders–Reed CA, Fonnesbeck CJ. 2007. A core stochastic population projection model for Florida manatees (*Trichechus manatus latirostris*). *U.S. Geological Survey Open–File, Report* 2007–1082. 41 pp.
- [25] Sahasrabudhe S, Motter A, 2011. Rescuing ecosystems from extinction cascades through compensatory perturbations. *Nature Communications* 2, 170.
- [26] Summerfeld M, 2007. *Rapid GUI Programming with Python and Qt: The Definitive Guide to PyQt Programming*. Prentice Hall.
- [27] Verhulst PF, 1844. Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population, *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux–Arts de Belgique*, 18: 1–42. http://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?PPN129323640_0018

Apéndice. Análisis de estabilidad

En esta sección se estudia la estabilidad de una comunidad mutualista formada por dos especies, una de cada clase, a las que por sencillez denominamos N_1 y N_2 . El sistema (2.9) se escribe:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} \right) \left(r_1 + r_1 \beta_{12} \frac{N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} \right) \left(r_2 + r_2 \beta_{21} \frac{N_1}{K_2} \right)\end{aligned}\quad (\text{A. 1})$$

Llamarmos $f_1(N_1, N_2)$ a la primera ecuación y $f_2(N_1, N_2)$ a la segunda. Los puntos fijos son aquellos para los que la derivada se anula. Pueden identificarse con facilidad los pares de valores que definen los cinco de este sistema.

- a) $N_1' = 0, N_2' = 0$
- b) $N_1' = 0, N_2' = K_2$
- c) $N_1' = K_1, N_2' = 0$
- d) $N_1' = K_1, N_2' = K_2$
- e) $N_1' = -K_2/\beta_{21}, N_2' = -K_1/\beta_{12}$

Para estudiar la estabilidad hay que construir la matriz jacobiana.

$$\begin{aligned}\frac{\partial f_1(N_1, N_2)}{\partial N_1} &= r_1 \left(1 + \beta_{12} \frac{N_2}{K_1} \right) \left(1 - \frac{2N_1}{K_1} \right) \\ \frac{\partial f_1(N_1, N_2)}{\partial N_2} &= N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} \right) \beta_{12} \frac{r_1}{K_1} \\ \frac{\partial f_2(N_1, N_2)}{\partial N_1} &= N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} \right) \beta_{21} \frac{r_2}{K_2} \\ \frac{\partial f_2(N_1, N_2)}{\partial N_2} &= r_2 \left(1 + \beta_{21} \frac{N_1}{K_2} \right) \left(1 - \frac{2N_2}{K_2} \right)\end{aligned}\quad (\text{A. 2})$$

$$A = \begin{pmatrix} r_1 \left(1 + \beta_{12} \frac{N_2}{K_1}\right) \left(1 - \frac{2N_1}{K_1}\right) & N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \beta_{12} \frac{r_1}{K_1} \\ N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) \beta_{21} \frac{r_2}{K_2} & r_2 \left(1 + \beta_{21} \frac{N_1}{K_2}\right) \left(1 - \frac{2N_2}{K_2}\right) \end{pmatrix} \quad (\text{A. 3})$$

A continuación se calcula el Jacobiano de cada uno de los cinco puntos fijos.

a) $N_1' = 0, N_2' = 0$

$$|A - \lambda I| = \begin{vmatrix} r_1 - \lambda & 0 \\ 0 & r_2 - \lambda \end{vmatrix}$$

$$\lambda_1 = r_1, \quad \lambda_2 = r_2 \quad (\text{A. 4})$$

Para que el punto sea estable es necesario que los dos autovalores sean negativos. Lo normal es que en las comunidades mutualistas las tasas de crecimiento vegetativo sean negativas y por tanto el estado de extinción total es un punto estable, que el sistema no puede abandonar.

b) $N_1' = 0, N_2' = K_2$

$$|A - \lambda I| = \begin{vmatrix} r_1 \left(1 + \beta_{12} \frac{K_2}{K_1}\right) - \lambda & 0 \\ 0 & -r_2 - \lambda \end{vmatrix}$$

$$\lambda_1 = r_1 \left(1 + \beta_{12} \frac{K_2}{K_1}\right), \quad \lambda_2 = -r_2 \quad (\text{A. 5})$$

Es un punto inestable, puesto que λ_2 es positivo y λ_1 puede ser positivo o negativo en función del valor de β_{12} . Desde el punto de vista biológico, indica que una especie desaparece si lo hace la otra.

Luego este punto es un punto silla inestable

c) $N_1' = K_1, N_2' = 0$

$$|A - \lambda I| = \begin{vmatrix} -r_1 - \lambda & 0 \\ 0 & r_2 \left(1 + \beta_{21} \frac{K_1}{K_2}\right) - \lambda \end{vmatrix}$$

$$\lambda_1 = -r_1, \quad \lambda_2 = r_2 \left(1 + \beta_{21} \frac{K_1}{K_2}\right) \quad (\text{A. 6})$$

Es otro punto inestable por el valor positivo de λ_2 y tiene significado biológico análogo al anterior.

d) $N_1' = K_1, N_2' = K_2$

$$|A - \lambda I| = \begin{vmatrix} -r_1 \left(1 + \beta_{12} \frac{K_2}{K_1}\right) - \lambda & 0 \\ 0 & -r_2 \left(1 + \beta_{21} \frac{K_1}{K_2}\right) - \lambda \end{vmatrix}$$

$$\lambda_1 = -r_1 \left(1 + \beta_{12} \frac{K_2}{K_1} \right), \quad \lambda_2 = -r_2 \left(1 + \beta_{21} \frac{K_1}{K_2} \right) \quad (\text{A. 7})$$

Como las tasas r son negativas es necesario que los términos entre paréntesis también lo sean para que el punto sea estable. Esto se cumple si $\beta_{12} < -K_1/K_2$ y $\beta_{21} < -K_2/K_1$. El significado biológico de esta condición es claro. Con valores de λ superiores a estos, el crecimiento mutualista no compensa la caída de población que causa la tasa vegetativa y las poblaciones caen del nivel máximo a la extinción. Por el contrario, si son inferiores el mutualismo predomina sobre la caída vegetativa y las especies crecen hacia los máximos, que constituyen el segundo punto estable del sistema.

e) $N_1' = -K_2/\beta_{21}, N_2' = -K_1/\beta_{12}$

$$|A - \lambda I| = \begin{vmatrix} 0 - \lambda & \frac{-K_2}{K_1} \frac{\beta_{12}}{\beta_{21}} r_1 \left(1 + \frac{K_2}{K_1 \beta_{21}} \right) \\ \frac{-K_1}{K_2} \frac{\beta_{21}}{\beta_{12}} r_2 \left(1 + \frac{K_1}{K_2 \beta_{12}} \right) & 0 - \lambda \end{vmatrix} \quad (\text{A. 8})$$

El determinante tiene la forma:

$$\lambda^2 - r_1 r_2 \left(1 + \frac{K_2}{K_1 \beta_{21}} \right) \left(1 + \frac{K_1}{K_2 \beta_{12}} \right)$$

Llamando **A** al primer término entre paréntesis y **B** al segundo, y teniendo en cuenta que las r son negativas, se construye la siguiente tabla para averiguar el signo de los autovalores.

	>0	0	<0
A	$\beta_{21} > -K_2/K_1$	$\beta_{21} = -K_2/K_1$	$\beta_{21} < -K_2/K_1$
B	$\beta_{12} > -K_1/K_2$	$\beta_{12} = -K_1/K_2$	$\beta_{12} < -K_1/K_2$

Si **A** y **B** son del mismo signo hay dos raíces reales, una positiva y otra negativa, el sistema es inestable. Si son de distinto signo, las soluciones son dos raíces imaginarias y parte real cero, de manera que tampoco resultan estables, como en el caso degenerado de que **A** y **B** valgan 0. Este punto inestable es el mínimo vital. Por encima, las tasas de crecimiento equivalentes en la ecuación (A. 1) son positivas y las poblaciones crecen hasta máximo, por debajo, se extinguen.

$$r_{eq1} = \left(r_1 + r_1 \beta_{12} \frac{N_2'}{K_1} \right); \quad r_{eq2} = \left(r_2 + r_2 \beta_{21} \frac{N_1'}{K_2} \right)$$

Nótese que los valores de β que definen la frontera entre la estabilidad e inestabilidad de este punto son los mismos que hacen estable el punto de máximas poblaciones (A. 7).



